SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 43, Hefte 1—4, 1992 ISSN 0006-7172

Gutachter für 1991/92: W. Böhme, P. Boye, K. Busse (alle Bonn), F. Dieterlen (Stuttgart), S. Eck (Dresden), R. van den Elzen (Bonn), K. Henle (Leipzig), R. Hutterer (Bonn), U. Joger (Darmstadt), F. Krapp (Bonn), J. Martens (Mainz), C. M. Naumann, G. Peters, D. Stüning, G. Rheinwald, H. Roer, K. Schmidt, M. Schmitt, U. Speidel (Bonn), G. Storch (Frankfurt), H. Ulrich, H. E. Wolters (Bonn).

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff (Wachtberg).

Vom Band 43, 1992, erschienen

Heft 1 (p. 1—180)	**11. Juni 1992**
Heft 2 (p. 181—352)	**1. September 1992**
Heft 3 (p. 353—504)	**21. Oktober 1992**
Heft 4 (p. 505—551)	**30. November 1992**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, F. R. Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 43. Bandes

Arita, Y., K. Funahashi & K. Fukuzumi: The immature stages of *Sesia yezoensis* (Hampson, 1991) (Lepidoptera, Sesiidae) 325
Böhme, W.; siehe Klaver
Clancey, P. A.: Variation in *Francolinus adspersus* Waterhouse, 1838, of the South West Arid Zone of Africa 29
Cumming, M. S.; siehe Disney
Denys, C. & J. Michaux: La troisième molaire supérieure chez les Muridae d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys* 367
Dieterlen, F.; siehe Hutterer
Dieterlen, F. & E. Van der Straeten: Species of the genus *Otomys* from Cameroon and Nigeria and their relationships to East African forms 383
Disney, R. H. L. & M. S. Cumming: Abolition of Alamirinae and ultimate rejection of Wasmann's theory of hermaphroditism in Termitoxeniinae (Diptera, Phoridae) 145
Feiler, A. & T. Nadler: Über evolutive Beziehungen zwischen den Brillenvögeln der Gattung *Speirops* (Aves, Zosteropidae) von West-Kamerun und den Inseln im Golf von Guinea 423
Fukuzumi, K.; siehe Arita
Funahashi, K.; siehe Arita
Fülling, O.: Ergänzende Angaben über die Gaumenfaltenmuster von Nagetieren (Mammalia: Rodentia) aus Kamerun 415
Glaw, F. & M. Vences: Zur Kenntnis der Gattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus* (Amphibia: Anura), mit Beschreibung einer neuen Art 45
Groll, S. von: Beobachtungen zum Verhalten und zur Nahrungswahl von Felsenmäusen (*Apodemus mystacinus*) aus Kroatien 7
Haft, J.: Bemerkungen zu den Blindwühlen der Gattung *Schistometopum* von Sao Tomé (Gymnophiona, Caeciliidae) 477
Henle, K.: Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) 79
Hershkovitz, P.: Ankle bones: The Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny 181
Hutterer, R., F. Dieterlen & G. Nikolaus: Small mammals from forest islands of eastern Nigeria and adjacent Cameroon, with systematical and biogeographical notes 393
Hutterer, R., H. von Issendorff & K.-H. Lampe: Ein Jahrhundert Afrikaforschung im Museum Alexander Koenig: Verzeichnis der Publikationen 481
Ibañez, C.; siehe Juste
Issendorff, H. von; siehe Hutterer
Jacobsen, N. H. G.: New *Lygodactylus* taxa (Reptilia: Gekkonidae) from the Transvaal 527
Juste, J. & C. Ibañez: Taxonomic review of *Miniopterus minor* Peters, 1867 (Mammalia: Chiroptera) from Western Central Africa 355
Kerzhner, I. M.: Nabidae (Insecta: Heteroptera) aus Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan 247
Klaver, Ch. & W. Böhme: The species of the *Chamaeleo cristatus* group from Cameroon and adjacent countries, West Africa 433
Köhler, R.; siehe Melber
Kryštufek, B. & N. Tvrtković: Distribution of the Pygmy Shrew *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 along the Eastern Adriatic Coast 1
Lampe, K.-H.; siehe Hutterer
Last, H.: *Philonthus roeri* sp. n. from Okavango, Namibia (Coleoptera, Staphylinidae) 543
Leyhausen, P.: Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik 215

Melber, A. & R. Köhler: Die Gattung *Ceratocombus* Signoret, 1852 in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Ceratocombidae) 229
Meyer, F. & O. Zinke: Zur Ökologie von *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) in der Dschungarischen Gobi (Reptilia; Agamidae) 131
Michaux, J.; siehe Denys
Müller, H.-G.: Pycnogonidae from Malaysian coral reefs, including descriptions of three new species 155
Nadler, T.; siehe Feiler
Najt, H.; siehe Thibaud
Nikolaus, G.; siehe Hutterer
Pasquet, E.: Note sur la validité de la sous-espèce de Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica namnetum* 35
Patočka, J.: Die Puppen der mitteleuropäischen Bärenspinner (Lepidoptera, Arctiidae) 293
Stiboy-Risch, C.: *Ammothea bicorniculata*, eine neue Art der Ammotheidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida) 333
Talavera, J. A.: Octochaetid earthworms of the Canary Islands 339
Thibaud, J.-M. & J. Najt: Isotogastruridae, a new family of terrestrial interstitial Collembola from the Lesser Antilles 545
Tvrtković, N.; siehe Kryštufek
Van der Straeten, E.; siehe Dieterlen
Vences, M.; siehe Glaw
Zender, D.: Vergleichend und funktionell anatomische Untersuchungen an der Muskulatur der Extremitäten einiger Soricidae (Mammalia: Insectivora) 505
Zinke, O.; siehe Meyer
Nachruf: H. E. Wolters verstorben 179
Über Wirbeltiere Kameruns und seiner Nachbargebiete: Beiträge zu Ehren von Martin Eisentraut 353
Buchbesprechungen 28, 349

Verzeichnis der neuen Taxa im 43. Band

Mammalia: Vespertilionidae

*Miniopterus minor **occidentalis*** Juste & Ibáñez ssp. n. 362

Mammalia: Muridae

*Otomys **occidentalis*** Dieterlen & Van der Straeten sp. n. 386
*Praomys hartwigi **obscurus*** Hutterer & Dieterlen ssp. n. 402

Reptilia: Chamaeleonidae

*Chamaeleo (Trioceros) wiedersheimi **perreti*** Klaver & Böhme ssp. n. 469

Reptilia: Gekkonidae

*Lygodactylus **nigropunctatus*** Jacobsen sp. n. 530
*Lygodactylus nigropunctatus **incognitus*** Jacobsen ssp. n. 531
*Lygodactylus nigropunctatus **montiscaeruli*** Jacobsen ssp. n. 535
*Lygodactylus **graniticolus*** Jacobsen sp. n. 537
*Lygodactylus **waterbergensis*** Jacobsen sp. n. 539

Amphibia: Rhacophoridae

*Boophis **jaegeri*** Glaw & Vences sp. n. 48

Amphibia: Leptodactylidae

*Eleutherodactylus **nebulosus*** Henle sp. n. 86

Heteroptera: Nabidae

*Alloeorhynchus **himalayensis*** Kerzhner sp. n. 273
*Alloeorhynchus **maculosus*** Kerzhner sp. n. 277
*Alloeorhynchus **fuscescens*** Kerzhner sp. n. 278
Nabis (subg.?) ***hsiaoi*** Kerzhner nom. n. 269
Nabis (subg.?) ***nepalensis*** Kerzhner sp. n. 267
*Phorticus **martensi*** Kerzhner sp. n. 282
*Phorticus **schawalleri*** Kerzhner sp. n. 282
*Phorticus **simplicipes*** Kerzhner sp. n. 285
*Phorticus **harrisi*** Kerzhner sp. n. 289

Coleoptera: Staphylinidae

*Philonthus **roeri*** Last sp. n. 543

Pycnogonida: Ammotheidae

*Ammothea **bicorniculata*** Stiboy-Risch sp. n. 333

Pycnogonida: Callipallenidae

*Cheilopallene **coralliophila*** Müller sp. n. 159

Pycnogonida: Phoxichilidiidae

*Anoplodactylus **pseudotarsalis*** Müller sp. n. 167

Pycnogonida: Pycnogonidae

*Pycnogonum **asiaticum*** Müller sp. n. 173

Collembola: Isotogastruridae

Isotogastruridae Thibaud & Najt fam. n. 545
Isotogastrura Thibaud & Najt gen. n. 545
*Isotogastrura **arenicola*** Thibaud & Najt sp. n. 546

QL
1
B72-Z
NH

Z

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 43, Heft 1, 1992 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 1—5	Bonn, Mai 1992

Distribution of the Pygmy Shrew *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 along the Eastern Adriatic Coast

Boris Kryštufek & Nikola Tvrtković

Abstract. Fifty-five localities of the pygmy shrew *Sorex minutus* are mapped along the eastern Adriatic coast and in the Dinaric Alps. The species populates a belt of continental forests while it is absent from the area of Mediterranean vegetation communities. Isolated populations found in Dalmatia and the coastal region of Montenegro are limited to mountains higher than 1000 m. In the Dinaric Alps the lowest altitude populated by the pygmy shrew increases in the direction north-west to south-east.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Sorex minutus*, eastern Adriatic coast, distribution.

Introduction

The pygmy shrew *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 is the most widely distributed species of the genus *Sorex* in Europe (cf. Niethammer & Krapp 1990). Although its distribution area is known quite well, certain gaps in our knowledge prevent us from completing the southern border of its distribution. Such an area is also the eastern coast of the Adriatic Sea with the Dinaric Alps (Hutterer 1990). The purpose of this article is to combine the known, i. e. published, records with recent findings, thus filling the lacuna in knowledge of the distribution of the pygmy shrew in the area between the Sava river and the Adriatic coast.

Results and Discussion

The pygmy shrew has been collected in 55 localities as listed below. The name of a larger locality or a locality in a broader sense (e. g. a mountain chain) is given first. Whenever known the altitude is duly reported. Reference numbers of localities correspond to Fig. 1 and Fig. 2.

List of localities:
1 — Bohinj, Hotel "Zlatorog", 530 m; 2 — Tolmin, Polog, 420 m; 3 — Udine, Cialla di Prepoto, 225 m; 4 — Dražgoše, 815 m; 5 — Ratitovec, 1665 m; 6 — Škofja Loka; 7 — Gorenja vas, Todraž, 440 m; 8 — Nova Gorica, Jelenk, 700 m; 9 — Kobjeglava, 320 m; 10 — Hotedršica, Ravnik, 600 m; 11 — Ig, Kremenica, 290—300 m; 12 — Predjama, 503 m; 13 — Križna jama, 650 m; 14 — Snežnik Mt., Leskova dolina, 850 m; 15 — Gorjanci Mts., Miklavž, 960 m; 16 — Kočevski Rog, Trnovec, 670 m; 17 — Dol ob Kolpi, 240 m; 18 — Carso Triestino; 19a — Argila; 19b — Momjan; 20 — Truške; 21 — Sočerga; 22 — Kubed, 260 m; 23 — Podgorje, 600 m; 24 — Podgrad, 680 m; 25 — Čičarija Mt., Lanišče; 26 — Učka Mt., 1075 m; 27 — Risnjak Mt., Lazac, 1065 m; 28a — Risnjak Mt., Markov Brlog, 1100 m; 28b — Risnjak Mt., Crni Lug, 690 m; 28c — Risnjak Mt., Bela voda, 690 m; 29 — Velika Kapela Mt., Sunger, 800 m; 30 — Velika Kapela Mt., Bijele Stijene, 1300 m; 31 — Razvala, 850 m; 32a — Velebit Mts., Vučjak, 1590 m; 32b — Velebit Mts., Žive vodice, 1270 m; 32c — Velebit Mts., Vukušić livade, 960 m; 32d — Velebit Mts., Babrovača, 925 m; 33 — Mala Kapela, Vrhovine, Beli Vrh; 34 — Mala Kapela Mt., Babin potok, Metla; 35 — Plitvička jezera; 36 — Korenička

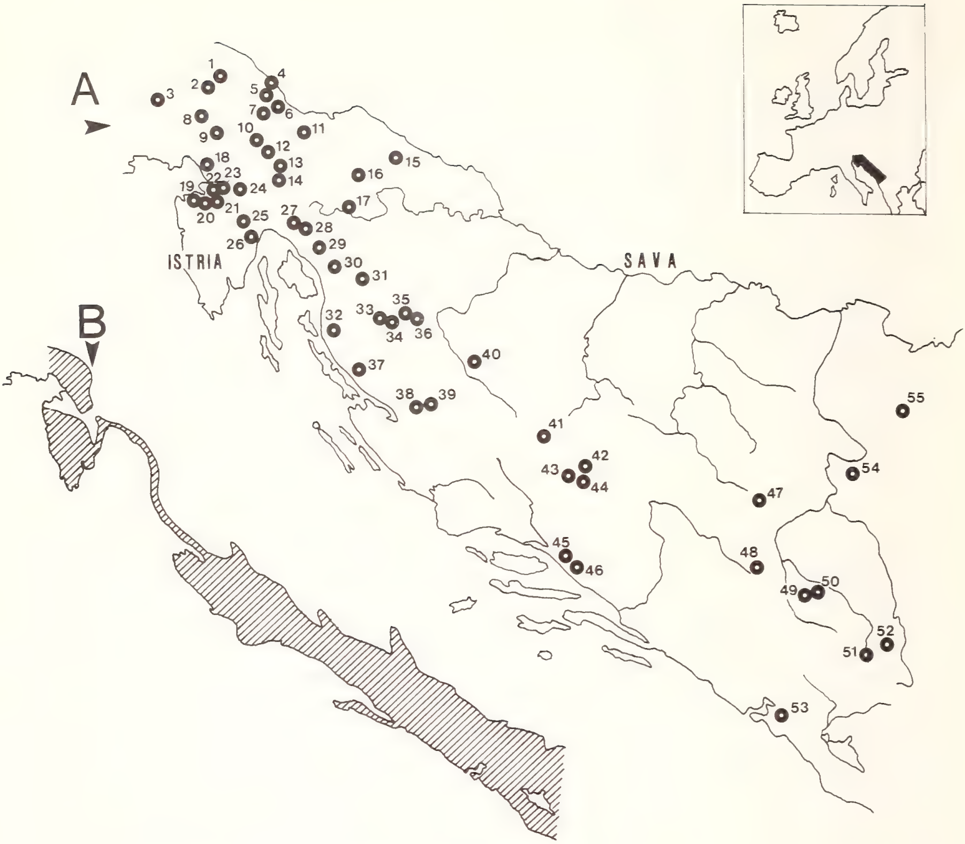

A
B
ISTRIA
SAVA
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55

Fig. 1: (A) Distribution of the pygmy shrew *Sorex minutus* along the eastern coast of the Adriatic Sea. See text for identifying numbers. (B) Distribution of forests of the Mediterranean vegetational zone (simplified after Jovanović et al. 1986).

Kapela, 750 m; 37 — Velebit Mts., Baške Oštarije, 925 m; 38 — Velebit Mts., Prezid, 800 m; 39 — Velebit Mts., Cerovac, 530 m; 40 — Osječenica Mt. near Bosanski Petrovac, 1500 m; 41 — Šator Mt., Babina Greda, 1620 m; 42 — Kupreško polje, Občevina, 1134 m; 43 — Cincar Mt., Čejića ravne, 1420 m; 44 — Gornji Malovan, 1140 m; 45 — Biokovo Mt., Lipi Dočić, 1540 m; 46 — Biokovo Mt., Silnji gozd, 1400 m; 47 — Gola Jahorina; 48 — Zelengora Mt., Orlovac, 1650 m; 49 — Durmitor Mt., Duži, 1050 m; 50a — Durmitor Mt., Crno jezero, 1450 m; 50b — Durmitor Mt., Crvena Greda, 1600 m; 51 — Kolašin, approx. 1000 m; 52 — Bjelasica Mt., Jelovica, 1350—1500 m; 53 — Lovčen Mt., Jezerski vrh, 1400 m; 54 — Tara Mt., 55 — Valjevo, Kamenica, 370 m.

Corresponding references:
(1, 2, 4, 5, 7, 10—17, 22—24) — Kryštufek 1983; (6, 32a, 35, 39, 47) — Djulić & Kovačić 1989; (18) — Gerdol et al. 1982; (19—21, 25) — Lipej 1988; (26) — Djulić & Vidinić 1964; (28b, 33, 34) — Djulić 1971; (41—44) — Kryštufek & Tvrtković 1988; (50a, b) — Mirić 1987; (51) — Gligić et al. 1989; (52) — Kryštufek 1979; (54) — Hutterer 1990.

The line which connects points 3, 18, 19—21, 25—30, 32, 37, 38, 43, 44, 48, 49, and 51 should be regarded as the south-western border of a continuous distribution area of the pygmy shrew in the study area (Fig. 1). On the whole, the species is absent from the regions under the Mediterranean influence and from the islands. On the coastal regions of the eastern Adriatic, starting with southern Istria in the north, the pygmy shrew is already evidently absent from the submediterranean forests of Querco-Carpinetum orientalis and Ostryo-Quercetum pubescentis types. These forests are characteristic of transitional Mediterranean regions with warm and dry summers (mean annual temperature between 12.7 and 15 ° C) and mild winters. They grow from the coast up to an elevation of 600 m (Jovanović et al. 1986).

In northern Istria and the adjacent regions the pygmy shrew was found also in lowlands close to the sea (Fig. 2), in several cases even syntopycally with *Suncus etruscus* (e. g. points 19—21 in Fig. 1). However, the distribution area corresponds well with the distribution of the continental forest communities as defined by Šugar (1984). The situation is more complicated on the adjacent Trieste Carst (Carso

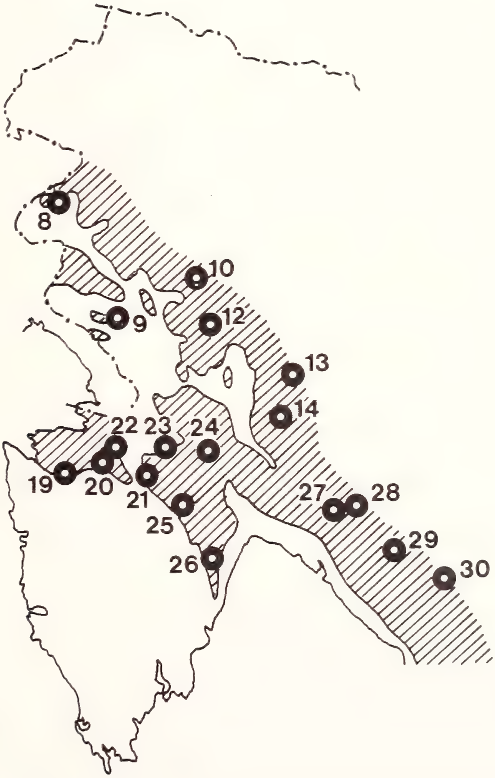


Fig. 2: Records of the pygmy shrew in Istria and adjecent regions. Shading shows the corresponding distribution of continental vegetation according to Šugar (1984). See text for identifying numbers.

Triestino) where the mesophilic continental forests vary mosaically with thermophilic submediterranean forests of the Ostryo-Quercetum pubescentis type. Mesophilic forests are limited mainly to sink holes so they have a spotty distribution (Poldini 1989). The same distributional pattern is shared also by the pygmy shrews.

Between points 19—5 the transect in Slovenia reveals the vertical distribution of the pygmy shrew between approx. 200 m and 1665 m. On the Velebit Mts. (points 32, 37, 38) the pygmy shrew was found at elevations between 800 and 1590 m on the littoral slope, while the lowest localities on the continental side were slightly lower, 530—600 m above sea level (cf. Tvrtković 1984). The records in the transect from central Dalmatia to western Bosnia (from the coast as far as points 41—44, Fig. 1) cover a range between 1134 and 1540 m. Such a narrow vertical range might also be ascribed to the lack of field research on the littoral slopes of these mountains. In eastern Herzegovina and the continental parts of Montenegro (points 48—52) the pygmy shrew was found between approx. 1000 and 1650 m above sea level. In the north-west south-east direction the lowest altitudes still populated by the pygmy shrew obviously grew higher. This phenomenon can be parallelled with the shifting of the vegetational belts at higher altitudes in the same direction.

The only records of the pygmy shrew from the belt of the Mediterranean vegetation zone (points 45—46 and 53 in Fig. 1) are from the mountains with forests of the Fagetum type (Jovanović et al. 1986). The recorded heights were 1400 and 1540 m on Biokovo Mts. and 1400 m on Lovčen Mt. These two populations are isolated. The islands of beech forests are to be found also in some other mountains that are well within the Mediterranean vegetational zone (i. e. Promina, Svilaja, Mosor, Viduša, Orjen, and Rumija). Consequently, it seems highly probable that the pygmy shrew is also living on other mountains along the southern part of the Adriatic coast.

Acknowledgements

We thank Dr. G. Džukić for his help in collecting the data and material in Montenegro.

Zusammenfassung

Die Verbreitung der Zwergspitzmaus *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 entlang der östlichen Adriaküste wird anhand von 55 Fundorten aufgezeigt. Die Art besiedelt den Bereich der Kontinentalwälder, sie fehlt aber im mediterranen Vegetationsbereich. Isolierte Populationen findet man in Dalmatien und im Küstenstreifen von Montenegro in Bergen über 1000 m. Die niedrigste Meereshöhe, welche die Zwergspitzmaus noch besiedelt, verschiebt sich entlang der östlichen Adriaküste in nordwest-südöstlicher Richtung nach oben.

References

Djulić, B. (1971): Mammals of Dinaric Karst and their ecological properties. — Simpozij o zaštiti prirode u našem kršu, Zagreb, pp. 213—237.

Djulić, B. & D. Kovačić (1989): Geographical distribution and morphometric characteristics of the species *Sorex minutus* Linnaeus 1766 (Mammalia, Insectivora) in some regions of Yugoslavia. — Period. biol., Zagreb, 91 (1): 144—145.

Djulić, B. & Z. Vidinić (1964): On the ecology and taxonomy of small mammals occuring in the woods of Istria (southwestern Yugoslavia) — Krš Jugoslavije, Zagreb, 4: 113—170.

Gerdol, R., E. Mantovani & F. Perco (1982): Preliminary comparative study on the feeding behaviour of three owl species on the Trieste Karst (NE Italy). — Riv. ital. Orn. Milano, 52 (1—2): 55—60.

Gligić, A., M. Obradović, R. Stojanović, N. Vujošević, A. Ovčarić, M. Frušić, C. J. Gibbs Jr., C. H. Calisher & D. C. Gajdušek (1989): Epidemic hemorrhagic fever with renal syndrome in Yugoslavia, 1986. — Am. J. Trop. Med. Hyg., 41 (1): 102—108.

Hutterer, R. (1990): *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 — Zwergspitzmaus. In: Niethammer, G. & F. Krapp (eds.), pp. 183—206.

Jovanović, B., R. Jovanović & M. Zupančič, eds. (1986): Natural potential vegetation of Yugoslavia. — Sci. Council of Vegetation map of Yugoslavia, Ljubljana, pp. 1—122.

Kryštufek, B. (1979): Contribution to the knowledge of mammals from Bjelasica mountains, Montenegro. — Biol. vestn., Ljubljana, 27 (1): 21—32.

Kryštufek, B. (1983): The distribution of shrews in Slovenia (Soricidae, Insectivora, Mammalia). — Biol. vestn., Ljubljana, 31 (1): 53—72.

Kryštufek, B. & N. Tvrtković (1988): Insectivores and rodents of the central Dinaric Karst of Yugoslavia. — Scopolia, Ljubljana, 15: 1—59.

Lipej, L. (1988): The diet of four owl species in the Slovenian Istria. — B. Sc. Thesis, Ljubljana, pp. 1—60 (in Slovene).

Mirić, D. (1987): Mammalia (Material for a mammals fauna of Durmitor). — Fauna Durmitora, No. 2, Crnogorska Akademija nauka i umjetnosti, Titograd, 21 (13): 225—290.

Niethammer, J. & F. Krapp, eds. (1990): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1. — Aula-Verlag, Wiesbaden, pp. 1—523.

Poldini, L. (1989): La vegetazione del Carso Isontio e Triestino. — Lint, Trieste, pp. 1—313.

Šugar, J. (1984): A new view of the plant cover and phytogeographical zonation of Istria. — Acta Bot. Croatica, Zagreb, 43: 225—234.

Tvrtković, N. (1984): Vertical distribution of amphibians, reptiles and mammals on the northern part of Mt. Velebit (Croatia, Yugoslavia). — Bilten Društva ekologa Bosne i Hercegovine, Sarajevo, B, 2/III: 403—407.

Boris Kryštufek, Slovene Museum of Natural History, Prešernova 20, P. O. Box 290, 61001 Ljubljana, Slovenia; Nikola Tvrtković, Croatian Natural History Museum, Demetrova 1, 41000 Zagreb, Croatia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 7—27	Bonn, Mai 1992

Beobachtungen zum Verhalten und zur Nahrungswahl von Felsenmäusen (*Apodemus mystacinus*) aus Kroatien

Sabine von Groll

Abstract. Observations regarding the behaviour in captivity and food choice of the Rock Mouse (*Apodemus mystacinus*) from Croatia made during a one and a half year study are presented in this paper. Aspects of burrowing activity, nestbuilding, vocalization, social behaviour, mating, birth and litter care are described, some of them in comparison with other Muridae. Apart from an overaverage irritability, the observed patterns of behaviour are similar to those described of other Muridae. The petricole species does not burrow tunnels. In captivity it establishes breeding communities where the females seem to provide help of birth. A number of plant and animal species are listed that have proven to be part of the animals diet. It is shown that the species feeds in an opportunistic manner.

Key words. Mammalia, Muridae, *Apodemus mystacinus*, Croatia, behaviour, food choice.

Einleitung

Die Felsenmaus *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877) ist in den Balkanländern und Vorderasien in Gebieten verbreitet, die „im Einflußbereich des mediterranen bzw. gemäßigt mediterranen Klimas liegen" (Mirić 1966) (Abb. 1). Mit einer Kopf-Rumpf-Länge bis 137 mm (Niethammer 1978) bei adulten Tieren sind Felsenmäuse die größten Vertreter der Gattung *Apodemus* in Europa. Die verhältnismäßig langen Vibrissen (bis 52 mm), ihre vergrößerten Sohlenschwielen und die graue Pelzfärbung kennzeichnen sie als spezialisierte Bewohnerin von Felsenbiotopen (Abb. 2). Die Art besiedelt Lebensräume von stark verkarsteten Flächen über Macchien bis zu Waldgebieten (Spitzenberger 1973, Haim et al. 1986), sofern der Untergrund steinig ist, genügend Felsspalten aufweist und zumindest schüttere Vegetation (Sträucher, Krautschicht) vorhanden ist (Abb. 6, 7 und 8). In solchen Gebieten ist sie von Meeresniveau bis 2000 m ü. N. N. anzutreffen (Spitzenberger 1973). Legmauern von ausreichender Größe werden ebenfalls bewohnt, und selbst in Gebäude dringt die Felsenmaus stellenweise vor (Thomas 1903, Spitzenberger 1973).

Die steinigen Karstflächen als extreme Lebensräume bewohnt die Felsenmaus an der kroatischen Adriaküste offenbar fast konkurrenzlos und in recht hoher Dichte (eigene Untersuchungen). Auf Kreta, in SW-Anatolien und an der levantinischen Mittelmeerküste trifft sie in solchen Gebieten mit der ebenfalls petricolen *Acomys* zusammen (Spitzenberger 1973, Zimmermann 1953, Freye & Thenius 1979). Andere Lebensräume teilt die Art mit *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis*, *Microtus arvalis*, *Chionomys nivalis*, *Crocidura suaveolens*, *Sciurus*, *Glis*, *Eliomys*, *Dryomys* (Markov 1962, Mirić 1966, Haim et al. 1986).

Daten zur Biologie der Felsenmaus sind spärlich und beschränken sich meist auf ihr Habitat. Niethammer (1962), Pechev (1962), Mirić (1966) und Spitzenberger (1973) machen einige Angaben zur Bionomie, Ökologie und Nahrungswahl. Beob-

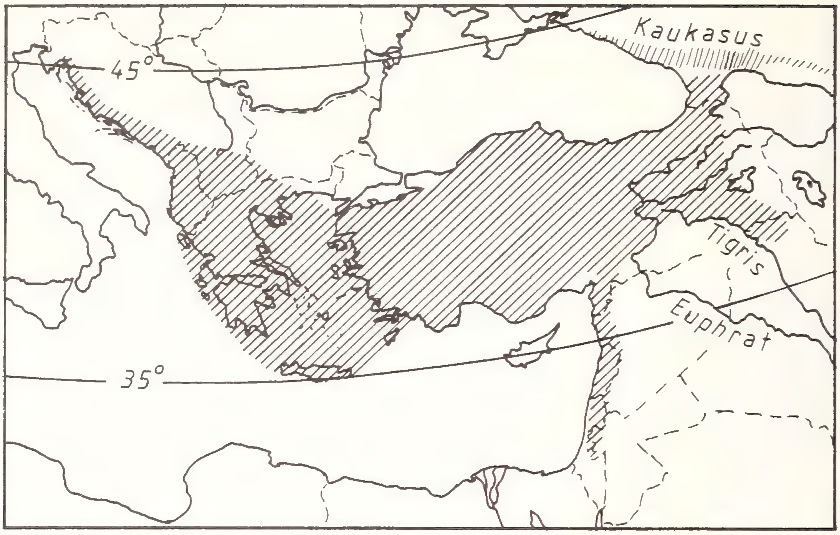


Abb. 1: Verbreitung von *Apodemus mystacinus.* Nach Kock et al. (1972) und Niethammer (1978), verändert.

achtungen an in Gefangenschaft gehaltenen Felsenmäusen führte erstmals Dieterlen (1965) durch, der Daten zur Jugendentwicklung und Ethologie veröffentlichte (er bezog sich dabei auf zwei Adulte und ein Jungtier). In den 80er Jahren wurden einige anatomische und physiologische Untersuchungen an Felsenmäusen durchgeführt (z. B. Gemmeke 1980, Haim & Yahav 1982), und Abramsky (1981) diskutierte die Koexistenz der *Apodemus*-Arten *sylvaticus* und *mystacinus* in Nord-Israel. Meines Wissens sind jedoch seit 1965 bis zum Zeitpunkt meiner Untersuchungen keine Felsenmäuse in Gefangenschaft gezüchtet worden. So ist bis heute über ihre Biologie sehr wenig bekannt.

Die vorliegende Arbeit basiert auf Untersuchungen, die 1987 im Rahmen einer Diplomarbeit an der Universität zu Bonn durchgeführt wurden. Diese Untersuchungen befaßten sich vor allem mit Jugendentwicklung und Fortpflanzung der Felsenmaus, doch wurde auch eine Reihe von Beobachtungen zum Verhalten und zur Nahrungswahl gemacht, über die hier berichtet wird.

Ausgangstiere und Haltung

Die Elterngeneration meiner Zucht stammte aus der Gegend von Šibenik in Kroatien. Dort fing ich Anfang November 1984 acht adulte Exemplare (2 Männchen, 6 Weibchen) in stark verkarstetem Gelände in ca. 140 m ü. N. N. an einem südexponierten Hang (Abb. 6). Ich teilte sie zunächst in zwei Gruppen mit je 1 Männchen und 3 Weibchen, von denen eine stets im Haus blieb und die andere im Tierhaus der Universität zu Bonn untergebracht wurde. An den Nachkommen beider Gruppen (F2- und F3-Generation) untersuchte ich 1987 die Jugendentwicklung (von Groll 1988).

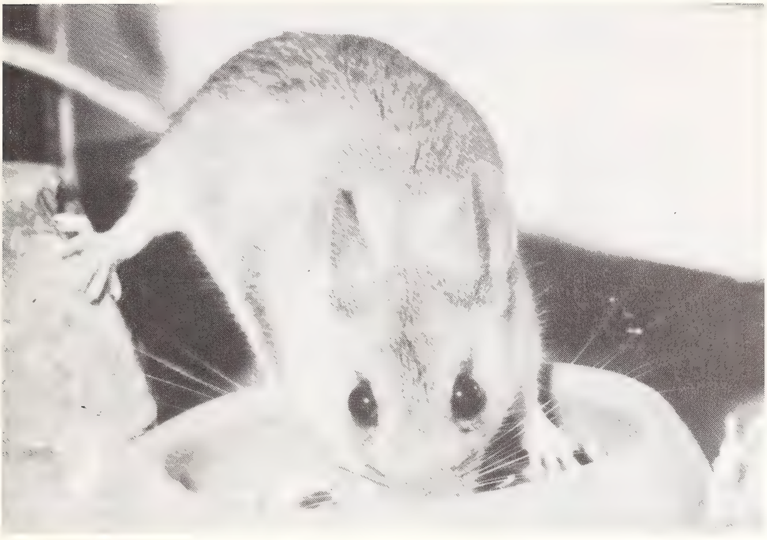


Abb. 2: Die Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*).

Da die Zucht von Felsenmäusen nicht ganz problemlos ist (Dieterlen 1965, Winking mündl. 1987), erscheint es angebracht, hier näher auf die Haltungsbedingungen einzugehen.

In vier Terrarien verschiedener Größe (mindestens 70 x 31 x 38 cm) mit Drahtdeckeln waren Paare untergebracht, in zwei weiteren (190 x 30 x 35 cm bzw. 150 x 40 x 50 cm) jeweils ein Männchen und drei Weibchen. Die Nachkommen dieser Tiere wurden ab dem 30. Lebenstag zu zweit — teilweise gleichen, teilweise verschiedenen Geschlechts — in Makrolonwannen der Abmessungen 34 x 56 x 19 cm untergebracht, die mit Gitterdeckeln versehen waren. Außer mit der üblichen Kleintierstreu waren alle Käfige mit Steinen, Wurzeln, Zweigen und trockenem Laub (zum Nestbau) ausgestattet. Als Grundfutter wurde Papageienfutter gereicht, das aus Sonnenblumenkernen, Hanfsamen, Erdnüssen, Weizen, Gerste und 14 weiteren Komponenten besteht. Zusätzlich bekamen die Tiere im Wechsel Bananen, Äpfel, Löwenzahn bzw. Endivie und Mehlwürmer; außerdem befand sich stets ein Nagestein im Käfig. Das Wasser wurde täglich gewechselt.

Die Terrarien enthielten je nach Größe eine oder mehrere feste Höhlen aus Steinen, in die kein Tageslicht eindrang und die erst durch Passage eines kleinen „Mauerwerks" erreicht werden konnte. Eine Wand aus plexiglasähnlichem Material (Trovidur) an einer Terrariumseite war mit einer Klappe versehen, die sich vor der Nesthöhle befand und sich von außen öffnen ließ. Die Klappe war wiederum mit einem dunklen Kunstlederlappen verhängt, den ich zur Beobachtung der Vorgänge im Nest anheben konnte.

Die Weibchen der F2-Generation züchteten teilweise auch in den Makrolonwannen, in denen als Unterschlupf zwei umgekehrt stehende und durch eine Öffnung miteinander verbundene Blumentöpfe vorhanden waren.

Die leichte Erregbarkeit der Felsenmäuse und ihr Sprungvermögen erschweren das Arbeiten mit ihnen. Meine Felsenmäuse aller Generationen sprangen bei Beunruhigung wild im Käfig umher. Manche Tier reagierten schon auf das Hantieren am Käfig mit fluchtartigem Verlassen des Unterschlupfes. Oft entkamen beim Füttern Tiere aus den Makrolonwannen. Sprünge von etwa 40 cm Höhe und 1 m Weite waren nicht ungewöhnlich. Weibliche Felsenmäuse, die während oder kurz nach der Niederkunft gestört wurden, fraßen oft ihren Wurf auf. Wenige — meist sehr junge — Tiere verhielten sich ruhig und ließen sich mit der Hand berühren.

Verhalten

Methoden

Die individuelle Kennzeichnung der Tiere erfolgte durch Kerben in den Ohren, was sich bei Käfighaltung als sehr beständig erwies.

Zur Beobachtung der Grabtätigkeit wurden zwei Paare für jeweils zwei Wochen in ein Terrarium von 90 x 34 x 46 cm gesetzt, das zur Hälfte mit festgetretener Erde gefüllt war.

Außer zur Beobachtung der Grabtätigkeit führte ich keine Versuche zum Verhalten der Tiere durch. An dieser Stelle werden lediglich Beobachtungen geschildert, die ich im Verlauf meiner Arbeit mit Felsenmäusen machte. Nicht näher besprochen werden Verhaltensweisen, die Dieterlen (1965) bereits beschrieb und die ich ausnahmslos bestätigen kann.

Ergebnisse

Grabtätigkeit

Die in dem mit festgetretener Erde gefüllten Terrarium untergebrachten Felsenmäuse gruben trichterförmige Löcher bis zum Terrariumboden (ca. 20 cm tief). Diese Löcher wurden als Vorratslager benutzt und nach Deponieren des Futters wieder verschlossen. Dabei scharrten die Tiere mit den Vorderfüßen, alternierend oder gleichzeitig, Erde unter ihren Leib und schleuderten diese mit den sich gleichzeitig bewegenden Hinterfüßen nach hinten. Stieß eine Felsenmaus beim Graben auf Widerstand, begann sie zu nagen. Gröbere Brocken wurden mit dem Maul abtransportiert. Beim Verschließen der Löcher wurde das Erdreich mit Vorderfüßen und Schnauze geschoben, dann mit den Vorderfüßen festgetreten und mit der Schnauze festgedrückt. Diese Verhaltensweise zeigten die Tiere auch beim Futterverstecken in der Streu.

Niemals wurden unter der Erde verzweigte Gänge gegraben oder Nester angelegt. Auch suchten die Tiere nie Zuflucht in Löchern, die noch unbestückt waren.

Ein Felsenmaus-Weibchen allerdings, das seit seinem sechsten Lebenstag mit einem Waldmaus-Pärchen zusammenlebte, bewohnte gemeinsam mit diesem das vom Waldmaus-Weibchen gebaute unterirdische Nest.

Nestbau

Felsenmäuse beiderlei Geschlechts bauten Schlafnester, die in geeigneten Hohlräumen unter einem Steinhaufen oder — wenn kein besserer Nestplatz vorhanden war — in einer Käfigecke angelegt wurden. Tiere, die aus Makrolon-Wannen entkamen, bauten in der Ecke einer großen leeren Holzkommode ein Nest aus Papier, das sie zu Schnipseln zerrissen hatten.

Als Nestbaumaterial stand hauptsächlich trockenes Pappellaub zur Verfügung. Die Tiere bissen den Blättern vor der Verwendung die Stiele ab und benagten die Blattflächen so weit, bis alle Unebenheiten entfernt waren. Mit dem so vorbereiteten Material legten die Felsenmäuse eine in die Streu gedrückte Mulde oft zentimeterdick aus (Abb. 3). Wenn vorhanden, wurden auch etwas Stroh und Zweige in den Rand des Nestes eingearbeitet. Der Durchmesser der Nestmulden betrug 6—8 cm. Wenn genügend Nistmaterial vorhanden und der Nestplatz ringsum von Wänden umgeben war, wurden die Nester rundum geschlossen und nur ein Schlupfloch freigelassen; andernfalls blieben sie oben offen. Einen wesentlichen Unterschied zwischen Schlaf- und Wurfnestern konnte ich nicht feststellen.

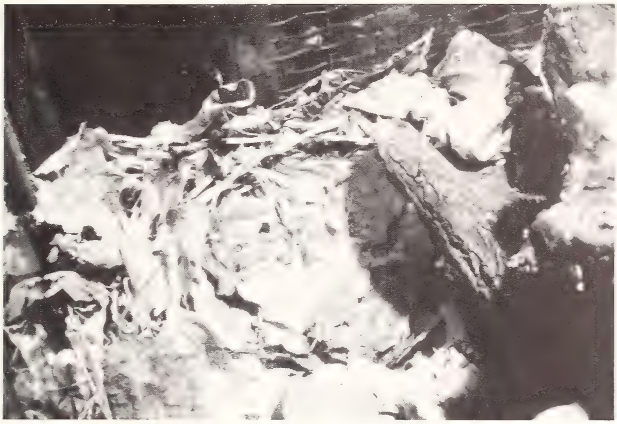


Abb. 3: Nest von *A. mystacinus* in einer Käfigecke.

Zusätzlich verdeckten und verstopften die Tiere sorgsam alle Ritzen zwischen den Steinen, unter denen sich das Nest befand, mit unbearbeiteten Blättern, Zweigen, Erdklumpen, Schneckenhäusern u. a.; manchmal verschwanden die Steine fast völlig unter einem Blätterhaufen.

Tiere, die in einer Gruppe lebten, legten im Käfig stets mehrere benachbarte Nester an. Die Hohlräume unter den Steinen, in denen sich die Nester befanden, waren zu klein, um alle Tiere zu fassen. In allen Terrarien hatten säugende Weibchen außer ihrem Wurfnest stets ein Ausweichnest in der entgegengesetzten Käfigecke, in das sie ihre Jungen bei Störung trugen. Männchen, die von ihren hochträchtigen Weibchen aus dem gemeinsamen Nest vertrieben wurden, bauten sich möglichst nah am Wurfnest ein eigenes Nest.

Lautäußerungen

Bei erwachsenen Felsenmäusen hört man fast nie Lautäußerungen. Einzige Ausnahme ist ein kurzes, schrilles Piepsen, das bei plötzlichem Schmerz (etwa einem Biß) oder beim Begattungsakt vom Weibchen ausgestoßen wird.

Die Jungen dagegen beginnen bereits wenige Minuten nach der Geburt nicht nur mit für Menschen hörbarem „Fiepen", sondern produzieren auch mit kräftigen Bewegungen der Bauchmuskulatur und offenem Maul „Knacklaute", wenn sie außerhalb des Nestes liegen, was darauf hinweist, daß sie Laute im Ultraschallbereich ausstoßen (Zippelius & Schleidt 1956). Das Fiepen der Jungen, das nach wenigen Tagen melodischer klingt und besser als „Pfeifen" zu bezeichnen ist, noch später dem Quietschen einer Plastikente gleicht, kann man bis etwa zum 25. Lebenstag hören. Der Laut wird ausgestoßen, wenn die Mutter sich im Nest bewegt, die Jungen putzt oder das Nest verlassen will und die Jungen durch Belecken zu veranlassen sucht, die Zitzen loszulassen.

Zähnewetzen oder Fauchen, zwei bei Nagern häufig auftretende Lautäußerungen (Eibl-Eibesfeld 1958), beobachtete ich bei der Felsenmaus nie.

Sozialverhalten

Meine Felsenmäuse bildeten Nestgemeinschaften, die aus dem Männchen, einem bzw. mehreren Weibchen und ihren Nachkommen verschiedenen Alters bestanden (die Jungtiere entfernte ich bis auf wenige Ausnahmen vor Erreichen der Geschlechtsreife). Meist benutzten alle Tiere eines Käfigs dasselbe Nest, sofern es genügend Platz für alle bot. War dies nicht der Fall, wurden zwei bis drei Nester dicht nebeneinander gebaut. Hochträchtige Weibchen sonderten sich kurz vor der Niederkunft ab und bauten sich Wurfnester, trugen aber zwei bis drei Tage nach dem Werfen ihre Jungen ins Gemeinschaftsnest.

Auf fremde Artgenossen reagierten die Felsenmäuse, vor allem die Weibchen, außerordentlich aggressiv. Begegneten sich zwei Felsenmäuse im Käfig, beschnupperten sie sich gegenseitig an den Lippen und im Genitalbereich. Waren die Tiere sich unbekannt, kam es zu Kampf und Verfolgung. Hierbei war stets der Revierbesitzer oder die Revierbesitzerin der aggressive Teil. Dabei zeigten die unterlegenen Tiere ein im Freiland sicherlich recht wirkungsvolles Fluchtverhalten: Wurde eine in die Enge getriebene Feldmaus angegriffen, sprang sie in die Höhe und landete gewöhnlich hinter dem Angreifer. (Dieses Verhalten, das den Angreifer irritiert und der Felsenmaus gleichzeitig einen neuen Fluchtweg öffnet, zeigten die Tiere auch bei „Angriffen" durch meine Hand.) Wurde keine Einigung erzielt, erfolgte ein Beschädigungskampf; die Auseinandersetzung endete mit dem Tod des Unterlegenen. Im Folgenden werden solche Begegnungen geschildert. Die meisten derartigen Beobachtungen machte ich, wenn ich zwei Tiere verpaaren wollte.

Erster Fall: Das Weibchen ist Revierbesitzerin (mit dem Käfig vertraut), das Männchen Eindringling (von mir dazugesetzt). Die Begegnung beginnt mit kurzem Sich-Beschnuppern im Lippenbereich. Beim Erkennen des fremden Geruches zucken beide Tiere zurück. Ist der Eindringling subdominant, duckt er sich und legt Kopf und Vorderkörper auf die Seite. Es folgt ein Zubeißen der Dominanten in die Flanke des Männchens, die Flucht des Männchens und die Verfolgung durch das Weibchen. Stellt sie ihn, fügt sie ihm heftige Bißwunden zu; das Männchen wehrt sich nie. Auch versteckt sich der Verfolgte nicht, sondern verschnauft auf exponierten Stellen, wo er nach allen Seiten Fluchtmöglichkeiten hat. Wird keine Einigung erzielt, erliegt er schließlich seinen Verletzungen und der Erschöpfung. Die Verfolgungsjagd kann zwei Tage dauern. Einigungen sind in diesem Fall selten und traten bei meinen Tieren nur auf, wenn sie sich vorher bekannt waren.

Ist der Eindringling nicht unterlegen, folgt auf das Beschnuppern ein Boxkampf, dann eine Beißerei. Daraufhin laufen die Tiere auseinander, verschnaufen, um sich bei der nächsten Begegnung wieder eine Beißerei zu liefern. Schließlich erfolgt eine Einigung, und 12 bis 36 Stunden später benutzen sie ein gemeinsames Schlafnest.

Wie zuletzt geschildert, verlaufen auch die Begegnungen zweier Weibchen oder zweier Männchen, wobei sich bei Einigung meist die Dominanz eines der beiden Tiere ergibt. Junge, noch nicht geschlechtsreife Tiere werden gewöhnlich nicht angegriffen (sehr selten beobachtete Ausnahmen wertete ich als gefangeschaftsbedingte Anomalien, verursacht durch Streß in zu dicht besetzten Terrarien).

Zweiter Fall: Das Männchen ist Revierbesitzer, das Weibchen Eindringling. In den beobachteten Fällen begegneten sich die Tiere im Nest. Das Männchen erhebt sich sofort, „boxt" gegen das Weibchen und drückt es an die Wand der Höhle, das Weibchen duckt sich zur Seite. So verharren sie minuten- oder stundenlang, teilweise schlafen sie in dieser Stellung ein. Beginnt dann die nächste Aktivphase, ist sämtlicher Streit beigelegt.

Paarungsverhalten

Riecht ein Felsenmaus-Männchen ein brünstiges Weibchen, gerät es in Erregung: Die Hoden verlagern sich vollständig aus der Bauchhöhle ins Scrotum, und das Männchen vollführt langsame Kratzbewegungen mit den Hinterfüßen am Bauch. Es tritt dabei bedächtig von einem Hinterfuß auf den anderen, hebt auf jeder Seite abwechselnd Hinterfuß und Becken und kratzt sich mit dem erhobenen Fuß. Begegnet es dem Weibchen, beschnuppert es dessen Anal-Genital-Region. Daraufhin beginnt es, das Weibchen zu verfolgen. Ist das Weibchen nicht paarungswillig, beachtet es das Männchen nicht bzw. wehrt es durch schnellen Biß in seine Richtung ab. Ist es paarungswillig, drückt es den Rücken durch und präsentiert dem Männchen die Genitalregion zum Beschnuppern (Lordosis-Stellung, Eibl-Eibesfeldt 1958). Die vollständige Verlagerung der Hoden ins Scrotum beobachtete ich übrigens bei allen Erregungszuständen der Männchen, z. B. auch beim Einfangen oder beim Zurücksetzen in einen gesäuberten Käfig.

Die Paarung selbst wurde einmal beobachtet. Ich kam um 0:45 hinzu. Das (multipare) Weibchen war im Östrus und stellte sich nach kurzer Verfolgung dem Männchen. Es drückte den Rücken durch, das Männchen ritt auf und machte mehrere Friktionsstöße. Offenbar blieb es erfolglos, denn das Weibchen beendete nach wenigen Sekunden abrupt den Begattungsakt, indem es kurz piepste und mit den Hinterfüßen „austrat". Dann lief es in ein Versteck, während das Männchen an Ort und Stelle blieb und sorgsam Penis, Analregion, Hinterbeine, Becken, Schwanz und Schnauze (in der Reihenfolge) putzte. Auch das Weibchen in seinem Versteck schien sich zu putzen, wie die Bewegungen des herausschauenden Schwanzes vermuten ließen. Nach drei Minuten verließ das Weibchen sein Versteck wieder und lief im Käfig herum. Das Männchen bemerkte es, verfolgte es kurz, es kam erneut zur Paarung (zum Paarungsversuch?) und zum anschließenden gründlichen Putzen. Um 01:12 schien die Paarung erfolgreich zu sein: Nicht das Weibchen, sondern das Männchen beendete diesmal den Paarungsakt, beide Tiere blieben danach kurze Zeit beieinander sitzen. Dann wiederholten sich Paarungsvorspiel und Paarungsversuche wie oben beschrieben.

Von 0:45 bis 01:46 beobachtete ich 18 Paarungen bzw. Paarungsversuche, die meist im Abstand von zwei bis drei Minuten aufeinander folgten und mitunter durch andere Aktivitäten (Fressen, Trinken, Wasserlassen) unterbrochen waren. Ob es jeweils dem Männchen gelang, den Penis einzuführen, konnte ich nicht sehen, sondern nur aufgrund des Verhaltens der Tiere vermuten. Um 01:46 brach ich die Beobachtung ab, das Männchen blieb im Käfig. 28 Tage später warf das Weibchen zwei Junge.

Geburt

Geburten fanden zu jeder Tages- und Nachtzeit statt, ohne daß ich Bevorzugung einer bestimmten Tageszeit feststellen konnte. Die Tage vor der Geburt waren bei den Felsenmaus-Weibchen durch erhöhte Aktivität gekennzeichnet. Die Tiere legten größere Nahrungsvorräte an (vergl. Dieterlen 1965), bauten ihre Nester aus und ergänzten die Abdeckung der Ritzen des Steinhaufens, unter dem sich das Nest befand. Weibchen, die in einer Gruppe lebten, sonderten sich meist ein bis zwei Tage vor der Geburt vom Rudel ab. Die Weibchen der paarweise untergebrachten Tiere vertrieben ihr Männchen in dieser Zeit aus dem gemeinsamen Schlafnest.

Die bevorstehende Geburt kündigte sich an durch unruhiges Hin- und Herlaufen des Weibchens wenige Stunden vor der Niederkunft. In einem Fall konnte ich eine Geburt mit 5 Jungen vom 2. Jungtier an beobachten; sie fand mittags statt (siehe Protokollauszug).

Geburts-Protokoll vom 4. 3. 1986, ♀ 7

12:40 Das erste Junge ist bereits geboren, die Nachgeburt erscheint gerade.

12:42 Das zweite Junge wird geboren: ♀ 7 leckt die sich erweiternde Vulva und das Junge, während es ausgestoßen wird; das dauert nur wenige Sekunden. Sofort leckt das ♀ sein Junges.

12:43 Nachgeburt.

12:47 Geburt des 3. Jungen. (Nachgeburt wann?)

12:53 Nachgeburt des ersten Jungen wird gefressen. Die Nabelschnur reißt dabei nahe der Plazenta. Danach putzt sich das ♀ die Schnauze. Die Jungen fiepen zart.

13:02 Geburt des 4. Jungen.

13:04 Nachgeburt. Das ♀ zieht sie mit den Zähnen aus der Geburtsöffnung.

13:05 ♀ 6 erscheint, seine 3wöchigen Jungen an den Zitzen mitschleifend. Es leckt intensiv die Neugeborenen und frißt eine Nachgeburt. Währenddessen wird um

13:08 das 5. Junge geboren. Wegen dem nun herrschenden Gedränge im Nest ist nichts mehr zu erkennen.

13:14 ♀ 7 verläßt das Nest, um zu trinken und wasserzulassen. Hier wird das ♂ der Gruppe auf sie aufmerksam. Ab jetzt hält er sich ständig mit deutlichen Zeichen sexueller Erregung („Bauch-Kratzen") in der Nähe des Nestes auf.

. . .

13:22 Die Jungen beginnen mit Suchbewegungen des Kopfes und mit Rudern des Schwänzchens und der Beine.

. . .

Die Jungen wurden nicht aufgezogen. Vier wurden angefressen, das letzte lebte noch um 16:25 des darauffolgenden Tages. Am 6. 3. um 01.30 waren alle Hinweise auf eine Geburt verschwunden, einschließlich blutiger Streu u. ä.

Bei der Geburt sitzt das Weibchen; sein Gewicht ist auf die Seite verlagert, und es beleckt die sich erweiternde Vulva. Das Junge erscheint in Kopflage und wird unter unterstützendem Lecken, manchmal auch Ziehen des Weibchens mit dem Maul, in wenigen Sekunden geboren. Es wird nach vorn, unter den Leib des Weibchens, ausgetrieben. Das Weibchen beginnt sofort mit dem Ablecken der Fruchthüllen. Die Plazenta erscheint innerhalb der nächsten Minute, wird vom Weibchen aus der Vulva gezogen und manchmal sofort, manchmal später gefressen. Die Nabelschnur reißt dabei nahe der Plazenta. Sie wird anschließend vom plazentalen Ende an zum Bauch des Jungen hin aufgefressen und in Bauchnähe abgebissen. Einige Stunden nach der Geburt gerät das Weibchen in post-partum-Östrus, wie eigene Beobachtungen zeigten.

Bei der protokollierten Geburt wurden die Jungen im Abstand von 5 bis 15 Minuten geboren. Zwischendurch kam ein weiteres säugendes Weibchen hinzu, das eine Plazenta fraß und zwei Junge beleckte (vgl. Protokollauszug). Das Männchen des

Rudels hielt sich in der Nähe der Geburtsstätte auf und wartete darauf, daß das Weibchen das Nest verließ, um es dann sofort zu verfolgen.

Wurfpflege

Während der ersten zwei bis drei Tage nach der Geburt hielten meine Felsenmaus-Mütter andere Gruppenmitglieder vom Wurfnest fern. Danach war ihnen der Zutritt wieder gestattet. Mütter, die abseits der Gruppe geworfen hatten, trugen ihre Jungen nun ins Gemeinschaftsnest. Bei paarweise gehaltenen Tieren durfte jetzt das Männchen wieder ins Nest.

Körperpflege durch Ablecken der Jungen beobachtete ich regelmäßig. Hierauf reagierten die Jungen mit dem oben beschriebenen Fiepen. Solange die Jungen noch nicht zur Thermoregulation fähig waren, deckte die Mutter den Wurf vor Verlassen des Nestes mit Blättern zu. Nach ca. einer Woche begannen meine jungen Felsenmäuse, das Nest zu verlassen und unter dem Steinhaufen umherzukriechen. Die Jungen, die innerhalb der Gruppen heranwuchsen, gerieten dabei von einem Nest ins andere. Männchen und ältere Jungtiere einer Gruppe duldeten die Kleinen; nie beobachtete ich, daß sie einem Jungen etwas zuleide taten. Gerieten umherkriechende Jungtiere unter den Bauch eines laktierenden Weibchens, begannen sie zu saugen, ob es sich nun um die Mutter oder um ein anderes Weibchen handelte. Laktierende Weibchen behandelten fremde und eigene Junge gleich, säugten und beleckten sie. Dabei spielte das Alter der fremden im Vergleich zu den eigenen Jungen keine Rolle; oft konnte ich unter säugenden Weibchen Jungtiere verschiedenen Alters von drei bis dreißig Tagen nebeneinander saugen sehen (Abb. 4). Dieses Verhalten führte dazu, daß die Weibchen einer Gruppe ihre Jungen stets gemeinsam aufzogen.

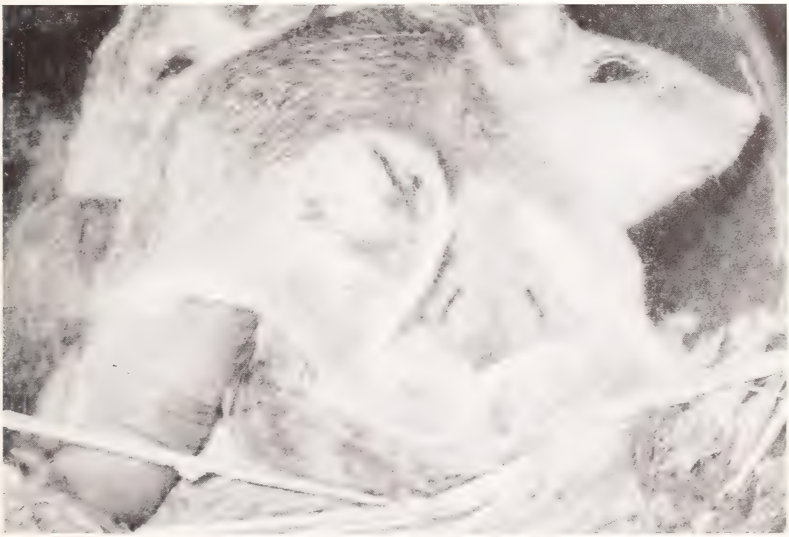


Abb. 4: Weibchen von *A. mystacinus* säugt Junge aus verschiedenen Würfen verschiedenen Alters. Links dreitägiges, vorn fünfzehntägiges, rechts dreißigtägiges Junges.

Einmal beobachtete ich ein Weibchen, das seine vier wenige Stunden alten Jungen einer Mutter von drei 3tägigen übergab: Von der gegenüberliegenden Käfigseite (d. h. aus fast 2 m Entfernung) kommend, reichte sie ihre Kleinen durch das Schlupfloch der Nesthöhle des zweiten Weibchens. Diese nahm sie an und legte sie unter ihren Körper. Danch kümmerte sich das erste Weibchen nicht mehr um ihren Wurf. Alle Jungtiere wurden aufgezogen.

Die Weibchen hatten nach Möglichkeit stets ein Ersatznest, wohin sie ihre Jungen bei Störungen trugen. Gab es kein Ausweichnest (nach erfolgter Käfigreinigung), wurden die „geretteten" Jungen in einer Käfigecke abgelegt. Felsenmäuse haben — wie viele Nager — zwei Möglichkeiten des Jungentransportes: Den aktiven Maultransport und den aus der Sicht des Weibchens passiven Zitzentransport. Die Art des Maultransportes entspricht dem für Muridae vielfach beschriebenen. Das Felsenmaus-Weibchen wendet sowohl Flanken- als auch Nackengriff an, der Flankengriff überwiegt aber bei weitem. Das Junge verfällt dabei in Tragstarrre. Ein Bündeln der Jungen mit den Vorderpfoten nach dem Aufnehmen, das Zippelius (1971 a) für Gelbhalsmäuse und Frank (1957) für Zwergmäuse beschrieben, sieht man bei Felsenmäusen nicht.

Die zweite Transportmöglichkeit, der Zitzentransport, entsteht dadurch, daß die Jungen bei plötzlichen Bewegungen der Mutter — etwa wenn diese erschrickt — an den Zitzen festhalten und mitgerissen werden, wenn die Mutter flieht. In den ersten Lebenstagen lassen sie bald los, doch schon ab dem 5. Tag lassen sie sich weite Strecken hinterherschleifen (Abb. 5). Sobald die Schneidezähne unter dem Zahnfleisch so weit herangewachsen sind, daß sie „mit zupacken" können (eigene Untersuchungen), ist es weder der Mutter noch der pflegenden Person möglich, die Tiere in erregtem Zustand von den Zitzen zu lösen. Sie lassen selbst bei den wildesten Sprüngen der Mutter nicht los und ziehen sich dabei teilweise lebensgefährliche Verletzungen zu.

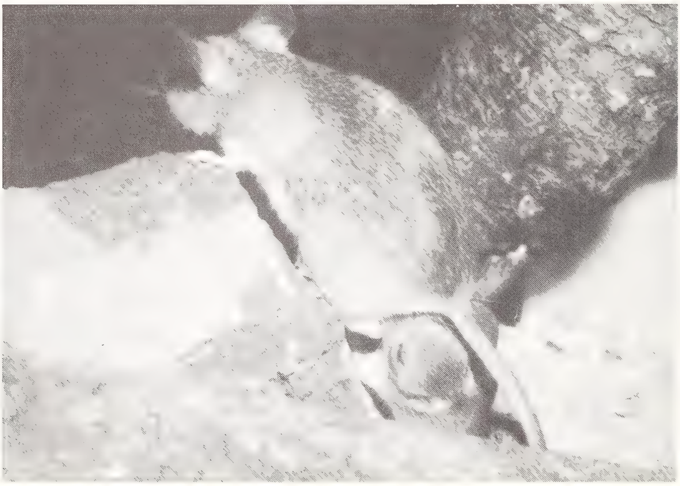


Abb. 5: Zitzentransport bei *A. mystacinus*, hier mit fünfzehntägigen Jungen.

Will die Mutter das Nest verlassen, muß sie die Jungen dazu veranlassen, die Zitzen loszulassen. Bei sehr jungen Jungtieren genügt es, wenn sie sich langsam aus dem Nest bewegt; die Kleinen lassen dann von selbst am Nestrand los. Ältere muß sie durch Belecken zum Loslassen der Zitzen veranlassen. Bei letzteren kommt es regelmäßig vor, daß die Mutter ein Junges „übersieht" und mit hinausschleift. Sie versucht dann, es mit dem Maul mittels Flankengriff von ihrer Zitze zu lösen und ins Nest zurückzutragen, was um so schwieriger wird, je älter das Junge ist.

Fast selbständige Jungtiere, die das erste Mal den Steinhaufen verlassen, werden oft sofort von der Mutter wieder eingetragen. Zitzen- und Maultransport beobachtete ich bis zum Selbständigwerden der Jungen mit ca. 30 Tagen.

Nie sah ich meine jungen Felsenmäuse spielen; ich beobachtete lediglich die für Muridae üblichen „Spontansprünge" (Frank 1957) bei Tieren, die gerade selbständig geworden waren.

Diskussion

Zimmermann (1956) beschreibt drei „gattungstypische Verhaltensformen" bzw. anatomische Fähigkeiten der Gattung *Apodemus*, die er an Gelbhals-, Wald- und Brandmäusen (*A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *A. agrarius*) beobachtete: Zudecken von Futter, Zitzentransport und Schwanzhautautotomie. Zimmermann betonte, daß Verhaltens- und sonstige Merkmale auf konvergenten Entwicklungen beruhen können, und grenzte darum *Apodemus* aufgrund der Verhaltensweisen nur gegen die nächstverwandten Gattungen ab. Die drei o. g. Verhaltensweisen bzw. Eigenschaften sind zwar auch bei anderen Nagern zu beobachten: Futterzudecken bei der Rötelmaus (Zimmermann 1956), Zitzentransport u. a. bei *Mus* und *Rattus* (Eibl-Eibesfeldt 1958), Schwanzhautautotomie bei *Acomys* (Dieterlen 1961) und allen Schläfern (Zimmermann 1956). Eine Kombination aller drei Merkmale besitzt aber wohl nur *Apodemus. A. mystacinus* ist dabei keine Ausnahme: Dieterlen bestätigte bereits 1965 Futterzudecken und Zitzentransport für die Felsenmaus. Außer diesen Verhaltensweisen habe ich auch die Fähigkeit zur Schwanzhautautotomie wiederholt beobachtet.

Obgleich die Felsenmaus sich durch ihre Morphologie (sehr lange Vibrissen, dicke Sohlenschwielen, graue Fellfärbung, langer Schwanz) als petricole Art auszeichnet (Mirić 1966), beherrscht sie alle Grabbewegungen, die Eibl-Eibesfeldt (1958) für bodenbewohnende Nager-Arten beschreibt. Wie das Verhalten meiner Felsenmäuse in mit Erde gefüllten Terrarien zeigt, ist jedoch nicht anzunehmen, daß die Art in Waldgebieten zu unterirdischer Lebensweise übergeht. Dennoch besteht für sie selbst in Gebieten, wo der Untergrund hart ist, die Notwendigkeit zu graben: Um sich einen guten Nestplatz zu schaffen, muß die Felsenmaus geeignete Hohlräume zwischen Felsblöcken erweitern und Mulden scharren können, sie muß störende Brocken entfernen und Durchgänge zwischen Felsblöcken öffnen (meine Tiere nagten sich durch erhärteten Ton und Holz neue Zugänge). Löhrl (1938) beobachtete bei Wald- und Gelbhalsmäusen schnelles Abnagen des Substrates als eigentliche Grabtätigkeit in härterem Boden sowie Drehen des Körpers um die eigene Längsachse in den Gängen, um den gesamten Gangquerschnitt benagen zu können. Beide Verhaltensweisen sah ich bei meinen Felsenmäusen nicht, halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß ihr Repertoire zumindest die erstgenannte umfaßt.

In der Literatur ist einmal von dem Fund eines Felsenmausnestes in Südost-Serbien (Sajince) die Rede (Mirić 1966). Der Autor fing am Ende eines Bergwerkstollens mit der Hand eine junge Felsenmaus auf einem Nest, das „. . . frei auf einem Haufen gebrochenen Steinmaterials . . ." stand. Es war oben offen, bestand aus „grobem trockenem Gras" und „Strohhalmen", und die Mulde mit dem Durchmesser von 7,5 cm war mit trockenem Eichenlaub ausgelegt. Der Autor fügte seinem Beitrag eine Fotografie dieses Nestes bei, das den von meinen Tieren gebauten Nestern sehr ähnelt (vergl. Abb. 3). Da meine Tiere auf weicher Kleintierstreu lebten, war es ihnen nicht nötig, ein aufwendiges Nest zu bauen, sondern sie brauchten nur eine Mulde in die Streu zu drücken und diese auszulegen. Ich selber habe im Freiland keine Felsenmausnester gefunden.

Nachgewiesenermaßen benutzen viele Nager zur innerartlichen Kommunikation Laute, die teilweise für das menschliche Ohr hörbar sind, teilweise im Ultraschallbereich liegen. Hörbare Laute stößt z. B. die Pestratte *Bandicota indica* aus (Stempel 1985), außerdem Wanderratte (*Rattus norvegicus*, Eibl-Eibesfeldt 1958), Zwergmaus (*Micromys minutus*, Frank 1957) und viele andere. Ein großer Teil der akustischen Kommunikation findet bei diesen und bei anderen Arten jedoch im Ultraschallbereich statt (Sales 1972). Eine solche Kommunikationsmöglichkeit ist auch bei der Felsenmaus denkbar, die als Adulte fast nie für uns hörbare Laute ausstößt.

Ein bekanntes Beispiel für Ultraschallkommunikation bei Nagern ist der Ruf des „Verlassenseins" junger Nestlinge, die von Zippelius & Schleidt (1956) für Hausmaus (*Mus musculus*), Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) und Feldmaus (*Arvicola terrestris*) beschrieben wurde. Solche Rufe, die auch ohne entsprechendes Gerät an den Thoraxbewegungen des Tieres, den Bewegungen des Maules und „Knacklauten" zu erkennen sind (Zippelius & Schleidt 1956), wurden seither für weitaus mehr Arten nachgewiesen und sind nach meinen Beobachtungen höchstwahrscheinlich auch im Lautinventar junger Felsenmäuse vorhanden.

Der tödliche Ausgang der Beschädigungskämpfe meiner Felsenmäuse ist sicherlich gefangenschaftsbedingt. Die Flucht unterlegener Tiere würde im Freiland aus dem Revier des Gegners führen. Das ist im Käfig nicht möglich. An im Freiland lebenden Gelbhalsmäusen wurde beobachtet, daß sie ihren fliehenden Gegner 10 bis 20 m weit verfolgten (Andrzejewski & Olszewski 1963).

Das Paarungsverhalten der Felsenmäuse gleicht weitgehend dem anderer Muriden (Frank 1957, Eibl-Eibesfeldt 1958). Die Tatsache, daß bei Felsenmäusen nur ein rudimentäres Paarungsvorspiel stattfindet, weist auf eine Art mit sozialer Lebensweise hin. Bei solitär lebenden Arten ist das Paarungsvorspiel ausgeprägter, da es hier die Funktion hat, die Kontaktscheu des sonst allein lebenden Weibchens zu überwinden (Eibl-Eibesfeldt 1958).

Sich-Kratzen am Bauch mit den Hinterfüßen bei sexueller Erregung, wie es die Felsenmaus-Männchen zeigten, habe ich auch an meinen Waldmaus-Männchen beobachtet. Bei *Arvicola* findet man ein ähnliches Verhalten: Die Tiere kratzen bei Erregung Sekret aus ihren Flankendrüsen und heften es mit der Hinterfußsohle als Markierung ans Substrat (Frank 1956). Felsenmäuse besitzen keine Drüsen am fraglichen Körperteil; hier handelt es sich möglicherweise um eine Selbst-Stimulation.

Dieterlen (1962) stellte bei Stachelmäusen in 66 % der von ihm beobachteten Fälle (n = 86) Geburtshilfe durch fremde Weibchen fest, die z. T. schon während der Austreibung begann. Bei der von mir beobachteten Geburt eines Felsenmaus-Wurfes kam ein zweites Weibchen hinzu, das ein Junges beleckte und eine Plazenta fraß. Auch bei Felsenmäusen sind andere Weibchen des Rudels bei einer Geburt also nicht unbeteiligt. Ob man jedoch hier von Geburtshilfe sprechen kann, müßten weitere Beobachtungen zeigen.

Einen interessanten Fall stellt die einmal beobachtete Übergabe der eigenen Jungen zur Adoption dar. Bemerkenswert ist hier nicht die Adoption fremder Jungen, die bei Nagern wiederholt auch im Freiland beobachtet wurde (Kahmann & v. Frisch 1952, zit. nach Eibl-Eibesfeldt 1958; Zippelius 1958) und zu der ich meine Felsenmäuse öfter veranlaßte. Bemerkenswert ist vielmehr die Übergabe der eigenen Jungen an ein fremdes Weibchen durch eine Mutter, die offenbar nicht gewillt oder in der Lage war, ihren Wurf aufzuziehen. Es wäre sicherlich interessant, die Gründe für diese Verhaltenweisen zu untersuchen.

Dadurch, daß offensichtlich keine individuelle Bindung zwischen Muttertier und Jungen besteht, die Jungen also durch alle laktierenden Weibchen einer Gruppe gesäugt und gepflegt werden, können sich unübersehbare Vorteile für die Art ergeben: Stößt einem Muttertier etwas zu, bedeutet das nicht zwangsläufig den Tod des Wurfes.

Spielen habe ich bei jungen Felsenmäusen nie beobachtet; es ist auch bei Muriden nicht zu erwarten (Eibl-Eibesfeldt 1958). Allerdings berichten Dorfmüller-Laubmann (1962) und Zippelius (1971 b) von spielerischen Auseinandersetzungen junger Gelbhalsmäuse.

Zippelius (1971 a) diskutiert die Frage, ob der Zitzentransport wirklich als „Transportform" bezeichnet werden könne. Eine solche Bezeichnung setze einen aktiven Teil (Mutter oder Jungtier) voraus. Beim Zitzentransport handele es sich jedoch nur um „. . . ein zufälliges Mitgerissenwerden der gerade saugenden Jungen bei einer plötzlichen Flucht des Weibchens . . ". Er habe keinerlei Funktion, da die Jungen bald losließen. Wie dargelegt, halten jedoch ältere Jungtiere der Felsenmaus beim Zitzentransport außerordentlich fest, was auch für junge Brandmäuse zutrifft (Zimmermann 1956). Da auf diese Weise ein Großteil des Wurfes bei einer Flucht in Sicherheit gebracht werden kann, kann man den Zitzentransport zumindest bei Felsen- und Brandmäusen eine Funktion nicht absprechen.

In der Literatur werden Vermutungen über die Sozialstruktur im Freiland lebender *Apodemus*-Arten geäußert. So nimmt Zimmermann (1956) an, *A. sylvaticus* lebe paarweise. Dorfmüller-Laubmann (1962) schreibt von der Gelbhalsmaus, sie sei eine solitär lebende Art, bei der die Weibchen nur für kurze Zeit mit ihren Jungen eine Gemeinschaft bildeten. In Gefangenschaft jedoch bilden beide Arten Nestgemeinschaften mit ausgeprägtem Sozialverhalten wie z. B. sozialem Putzen (Zippelius 1971 b). Garson (1975) hält es aufgrund einer Freilanduntersuchung für wahrscheinlich, daß Waldmäuse im lockeren Familienverband leben. Von Rudeln mit komplizierter Sozialstruktur bei Zuchten von *Acomys* berichtet Dieterlen (1978).

Bei der Felsenmaus sind in Gefangenschaft verschiedene Verhaltensweisen ausgeprägt, die darauf schließen lassen, daß sie auch im Freiland Nestgemeinschaften bildet (vergl. Eibl-Eibesfeldt 1958): Soziales Putzen nicht nur zur Fortpflanzungszeit (Dieterlen 1965 sowie eigene Beobachtungen), kein ausgeprägtes Paarungsvorspiel, gemeinsames Aufziehen der Jungen durch alle laktierenden Weibchen einer Gruppe, Zulassen der Männchen zum Wurfnest. Diese Nestgemeinschaften dürften zumindest aus einem bis mehreren Weibchen und deren Jungtieren verschiedenen Alters bestehen, zu denen evt. auch ein adultes Männchen zugelassen wird.

Nahrungswahl

Methoden

Um einen Eindruck darüber zu bekommen, wie Felsenmäuse sich im Freiland ernähren, ging ich auf folgende Weisen vor:

1. Von einer Reise nach Šibenik/Kroatien im Oktober 1986 brachte ich von drei Fallenstandorten Früchte von verschiedenen Pflanzen mit, die ich zu Hause verfütterte. Sie wurden bei normaler Käfighaltung teils als einziges Futter, teils zusammen mit dem Grundfutter angeboten. Am darauffolgenden Morgen sammelte ich die Fraßreste ein.
2. An zwei Standorten (I und III) sammelte ich Fraßreste von solchen Stellen, auf denen ich mit Bügelfallen Felsenmäuse fing. Die pflanzlichen Reste verglich ich mit den mitgebrachten Früchten, die Schnecken bestimmte Herr Klaus Groh, Darmstadt.

Bei der Fragestellung ging es lediglich um qualitative, nicht um quantitative Aussagen. Als Standorte wurden gewählt:

Standort I (Abb. 6 und 7): Verkarstetes Gelände 10 km N von Šibenik auf südexponiertem Hang (ca. 140 m NN) mit anstehenden Kalkblöcken. Aspektbildend: *Juniperus oxycedrus* und *J. phoenicea*. Nutzung als extensive Viehweide (Ziegen, Rinder). Hier fing ich ausschließlich Felsenmäuse in relativ hoher Dichte.

Standort II: Feuchtes Tal mit Degradationsstadium mediterranen Mischwaldes am Fuß des Hanges von Standort I, ca. 150 m von diesem entfernt. Untergrund und Nutzung die gleiche. Aspektbildend: *Carpinus orientalis*, *Quercus pubescens*, *Rubus fruticosus* agg. Hier wurden außer einer *Crocidura suaveolens* keine Kleinsäuger gefangen.

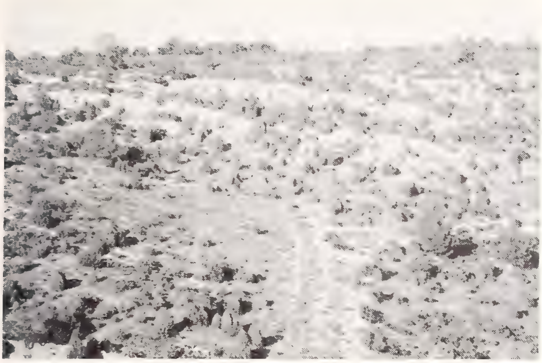
Standort III (Abb. 8): Sukzessionsstadium zum mediterranen Laubwald bei Brodarica östlich von Šibenik, ca. 500 m von der Küste entfernt. Aspektbildend: *Quercus ilex* und *Q. pubescens*. Früher Kulturland, darum von Legmauern durchzogen. Hier fing ich neben wenigen Felsenmäusen auch eine Gelbhalsmaus.

Ergebnisse

Tab. 1 gibt einen Überblick über 22 Pflanzen- und 6 Schneckenarten sowie einige weitere Tiergruppen, die als Bestandteile des Nahrungsspektrums von *A. mystacinus* nachgewiesen werden konnten. Stark unterrepräsentiert sind in der Tabelle die krautigen Pflanzen, die zum Zeitpunkt der Reise zum großen Teil ihre Entwicklung abgeschlossen und ihre Samen verstreut hatten. Das Bestimmen dieser Pflanzen sowie das Mitnehmen ihrer Samen war mir darum nicht möglich.

Auffällig am Standort I waren Fraßplätze, an denen große Mengen aufgenagter Früchte von *Juniperus oxycedrus* angesammelt waren (Abb. 9). Die Samen dieser Art liefern hier offensichtlich im Herbst die hauptsächliche Nahrung der Felsenmaus. Im Experiment wurde *J. oxycedrus* sehr gerne auch neben dem Grundfutter gefressen, *J. phoenicea* dagegen wurde nicht genommen. Da die Samen beider Arten sich sehr ähneln, konnte anhand der Fraßreste nicht eindeutig entschieden werden, ob es sich im Freiland ebenso verhält. Anhäufungen von aufgenagten Früchten, wie ich sie für *J. oxycedrus* beschrieb, fand ich vom Phönizischen Wacholder nicht.

Es fällt auf, daß im Experiment einige Samen nicht genommen wurden, deren Rückstände ich in Fraßresten fand und/oder die in der Literatur als Nahrungsbestandteil nachgewiesen wurden (*Prunus* spec., *Paliurus spina-christi*, *Olea europaea*; vergl. Tab. 1).



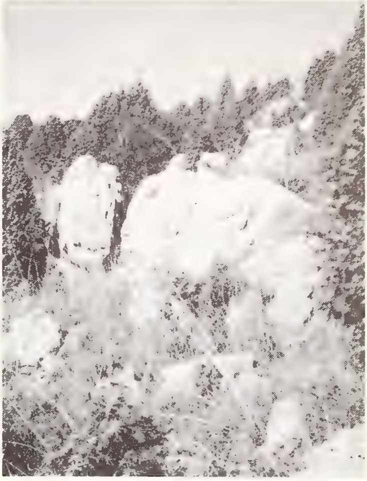


Abb. 6 und 7: Fallenstandort I: Stark verkarstetes Gelände mit anstehenden Kalkblöcken; Vorzugsbiotop von *A. mystacinus*, neben der hier keine andere Kleinsäugerart gefunden wurde.

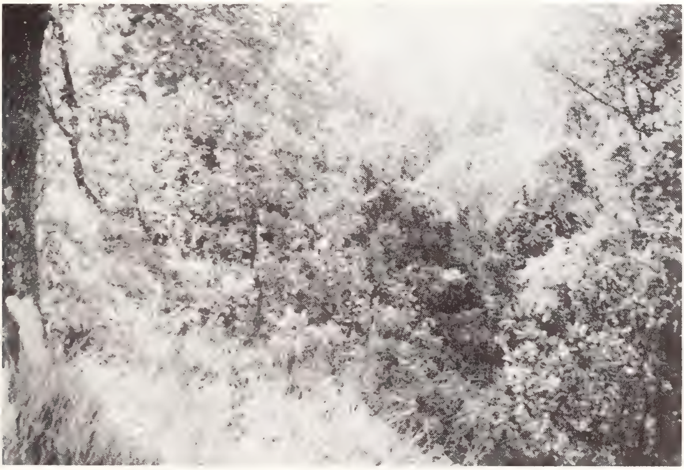


Abb. 8: Fallenstandort III: Sukzessionsstadium zum mediterranen Laubwald. Vorkommen von *A. mystacinus* sowie anderen Kleinsäugerarten.

In den Fraßresten fand ich zusätzlich Samenschalen von 2 Straucharten und 5 krautigen Pflanzen (Standort I) bzw. von 12 krautigen Pflanzen (Standort III), die ich mangels Vergleichsmaterials nicht identifizieren konnte.

Zum Vergleich wurden auch mitteleuropäische Pflanzenarten verfüttert (Tab. 2). Vor allem sollte gezeigt werden, ob die Felsenmaus grüne Pflanzenteile verzehrt. Die Tiere nahmen von den angebotenen krautigen Pflanzen meist sehr gerne das Kraut und teilweise auch die Blüten; frische Knospen von Holzgewächsen faßen sie ebenfalls. Sie verschmähten lediglich diejenigen Pflanzen- und Tierarten, die eine stachelige (*Sonchus oleraceus*) ode haarige (*Aglais urticae*) oder zu harte Oberfläche (*Helix pomatia*) aufwiesen.

Tabelle 1: Liste der für *Apodemus mystacinus* als Nahrung nachgewiesenen Pflanzen- (oben) und Tierarten (unten). Nachweis durch: FR Fraßreste; Exp Fütterungsexperiment; Literaturangaben; S Samen gefressen; Fr Fruchtfleisch gefressen; — nicht gefressen; I, III Vorkommen in Fraßresten der Standorte I bzw. III.

Art	FR	Exp	Literatur
Cupressaceae			
Cupressus sempervirens		S	
Juniperus oxycedrus	I, III	S	Mirić (1966)
Juniperus phoenicea	?	—	
Ephedraceae			
Ephedra distacha		S	
Betulaceae			
Carpinus orientalis		S	
Fagaceae			
Quercus coccifera			Dieterlen (1965)
Quercus ilex	III	S	Zimmermann (1953):
Quercus pubescens	I, III		„Eicheln"
Ranunculaceae			
Clematis flammula	I	S	
Rosaceae			
Rosa cf. *sempervirens*		S	
Prunus spec.	I	—	Pechev (1962)
Fabaceae			
Spartium junceum		S	
Colutea arborescens		—	
Medicago polymorpha	III		
Medicago spec.	I, III		
Medicago spec.	III		
Anacardiaceae			
Pistacia terebinthus		S	
Pistacia lentiscus		S	
Aceraceae			
Acer monspessulanum		S	
Rhamnaceae			
Paliurus spina-christi	I, III	—	
Cistaceae			
Helianthemum spec.	I, III	S	
Oleaceae			
Fraxinus ornus		S	
Phillyrea latifolia		Fr, S	
Olea europaea	I	Fr	Zimmermann (1953):
Gramineae			„von Hirten ausgespuckte
verschiedene	I		Kerne"
Gastropoda			
Cochlostoma scalarium	I, III		Zimmermann (1953),
Pomatias elegans	I, III		Dieterlen (1965):
Medora spec.	I		„Schneckengehäuse"
Poiretia cornea	I		
Monacha cartusiana	I		
Chondrula spec. (juv.)	I		
Coleoptera			
Tenebrionidae	I		
Diplopoda	I		
Puppenhüllen (Lepidoptera?)	I		

Tabelle 2: Liste der *Apodemus mystacinus* angebotenen mitteleuropäischen bzw. in Mitteleuropa heimisch gewordenen Arten. S Samen; Kn Knospen; Bl Blüten; Kr Kraut; + gefressen; — nicht gefressen; oben Pflanzen, unten Tiere.

Art	gefressen
Betulaceae	
Carpinus betulus	S, Kn
Corylus avellana	S
Fagaceae	
Fagus sylvatica	S
Castanea sativa	S, Kn
Quercus robur	S, Kn
Q. petraea	S, Kn
Hippocastanaceae	
Aesculus hippocastanum	S
Caryophyllaceae	
Stellaria media	Kr, Bl
Ranunculaceae	
Clematis vitalba	S
Fabaceae	
Trifolium pratense	Kr, Bl
Asteraceae	
Taraxacum spec.	Kr
Sonchus oleraceus	—
S. arvensis	Kr
Gastropoda	
Discus rotundatus	+
Limacidae (juv.)	+
Helix pomatia	—
Annelida	
Lumbricus rubellus	+
Isopoda	
Porcellio scaber	+
Lepidoptera	
verschiedene unbehaarte Raupen	+
Aglais urticae, Raupe	—

Gern nahmen meine Felsenmäuse Larven aus den Gallen von Pappelblättern, die ihnen als Nestbaumaterial angeboten wurden. Blätter einiger Hartlaubgewächse aus dem Botanischen Garten zu Bonn (*Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*) fraßen sie nicht, ebensowenig das Kraut von Gräsern.

Die Ergebnisse zeigen, daß Felsenmäuse sich potentiell vielseitig ernähren und ihre Nahrung sowohl aus Samen, grünen Pflanzenteilen, Blüten und Fruchtfleisch als auch aus animalischer Kost besteht. Auch mitteleuropäische Arten (tierische und pflanzliche) werden im Experiment nicht verschmäht.

Diskussion

Über die Nahrungswahl von Felsenmäusen ist in der Literatur so gut wie nichts bekannt. Nur wenige Autoren berichten von Fraßresten (Zimmermann 1953, Pechev

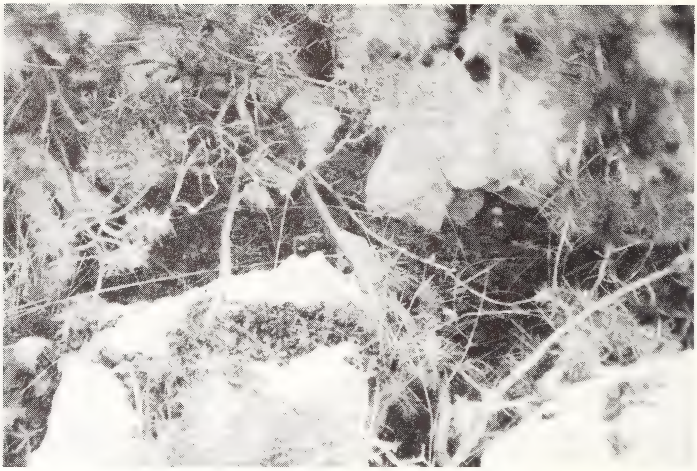


Abb. 9: Von *A. mystacinus* aufgenagte Früchte von *Juniperus oxycedrus* (Stechwacholder).

1962, Dieterlen 1965, Mirić 1966), die sie im Lebensraum von Felsenmäusen fanden, oder stellen anhand von im Lebensraum vorkommenden Pflanzenarten Vermutungen über die Nahrungswahl an (Lewis et al. 1967, Mirić 1966). Zimmermann (1953) und Niethammer (1962) zogen in Erwägung, *A. mystacinus* sei an einen Biotop mit einer bestimmten Charakterpflanze, *Quercus coccifera*, gebunden, und die Samen dieser Pflanze stellten die hauptsächliche Nahrung der Felsenmaus dar. An meinem Standort I stellten die beiden Wacholderarten *Juniperus oxycedrus* und *J. phoenicea* den größten Anteil an Gehölzen, *Quercus coccifera* kam an keinem der Standorte vor. Die großen Mengen aufgenagter Wacholderfrüchte unter den Stechwacholdern des Standortes I weisen darauf hin, daß die Samen dieser Art zumindest in solchen Gebieten eine wichtige Nahrungsquelle der Felsenmaus sein dürften. In anderen Gebieten richtet sie sich sicher nach den dort zur Verfügung stehenden Nahrungsquellen.

Von Pechev (1962) untersuchte Mägen von Felsenmäusen beinhalteten grüne Pflanzenteile, Sämereien und Chitinreste von Insekten, die außer „im Winter" immer beigemengt waren. Mirić (1966) stellte in Mägen von Felsenmäusen aus Jugoslawien „vorzugsweise . . . Brei von zermahlenen Samenkernen" fest. Derselbe Autor fand im Magen eines Exemplares „Früchte" von *Juniperus oxycedrus*. Damit sind wohl zerkleinerte Teile des Exokarps gemeint, die das Tier beim Bearbeiten der Beerenzapfen unabsichtlich verschluckt hatte. Da das Exokarp bei *J. oxycedrus* sehr viel Harz enthält, ist es als Nahrung sicherlich ungeeignet; gefressen werden nur die Samen.

Die von mir gewählten Methoden zu dieser Fragestellung (Fütterungsexperiment, Analyse von Fraßresten) geben selbstverständlich nur einen groben Überblick über einen Teil der Tier- und Pflanzenarten, die Bestandteil der Nahrung freilebender Felsenmäuse sind. Es kann jedoch festgestellt werden, daß *A. mystacinus* kein Nahrungsspezialist ist. Er ernährt sich vielmehr — ähnlich wie der verwandte *A. sylvaticus* (Watts 1938, Holišová 1960) — von einem breiten Spektrum verschiedener Nahrungskomponenten. In Frage kommen sowohl verschiedene Sämereien als auch tierische Nahrung und Teile grüner Pflanzen (Kraut, Blüte, Knospen, vergl. Tab. 2). Dabei stellen Sämereien sicherlich — ebenfalls wie bei Waldmäusen — den Hauptanteil (Mirić 1966, eigene Beobachtungen).

Einige Samen, deren aufgenagte Schalen in Fraßrückständen nachgewiesen werden konnten (Zimmermann 1953, Pechev 1962, eigene Beobachtungen), wurden im Experiment nicht gefressen. Es handelt sich fast ausschließlich um Samen mit sehr harten Schalen (s. o.). Eine Erklärung könnte darin zu suchen sein, daß die Zuchttiere an das leichter zu bearbeitende Grundfutter gewöhnt waren und darum selbst nach zweitägigem Hungern die harten Samen verschmähten.

Danksagung

Recht herzlich danken möchte ich Dipl.-Biol. U. Fränzel und Dr. P. Kischnick für die Reisebegleitung, meinen Eltern für die Finanzierung dieser Reise, Prof. Dr. J. Niethammer für wertvolle Kritik und Anregungen, Dipl.-Biol. K. Groh für die Bestimmung der Schnecken und Dr. R. Hutterer und Dipl.-Biol. P. Boye für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit werden Aspekte der Verhaltensbiologie und der Nahrungswahl der Felsenmaus (*Apodemus mystacinus*) geschildert, die an im Freiland gefangenen Tieren sowie an deren Nachkommen beobachtet wurden. Die Felsenmaus erwies sich als außerordentlich leicht erregbar und sehr sprungfreudig, was das Arbeiten mit ihr erschwerte. Die beobachteten Verhaltensmuster gleichen weitgehend denen anderer Muridae. Die petricole Felsenmaus beherrscht alle Grabbewegungen, die von ihren bodenbewohnenden Verwandten der Gattung bekannt sind, gräbt aber selbst keine Gangsysteme im Erdreich. Während bei adulten Tieren fast nie Lautäußerungen zu hören sind, stoßen die Jungen sowohl hörbare als vermutlich auch Ultraschallaute aus. Die Art bildete im Käfig Nestgemeinschaften, die aus mehreren Weibchen, deren Jungtieren verschiedenen Alters sowie einem Männchen bestanden. Die Aufzucht der Jungen erfolgte durch alle laktierenden Weibchen einer Gruppe. Möglicherweise leisten die Weibchen einer Nestgemeinschaft Geburtshilfe. Bei Auseinandersetzungen mit fremden Artgenossen finden in Gefangenschaft Beschädigungskämpfe mit oft tödlichem Ausgang statt. Die Felsenmaus ernährt sich opportunistisch. Ihre Nahrung besteht aus Sämereien, Fruchtfleisch, Blüten, grünen Pflanzenteilen und animalischer Kost. 22 Pflanzen- und 6 Schneckenarten konnten als Bestandteile des Nahrungsspektrums der Felsenmaus nachgewiesen werden.

Literatur

Abramski, Z. (1981): Habit relationships and competition in two Mediterranean *Apodemus* ssp. — Oikos 36: 219—225.

Andrzejewski, R. & J. Olszewski (1963): Social behavior and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1843) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). — Acta Theriol. 7: 155—168.

Danford, C. G. & E. R. Alston (1877): On the mammals of Asia Minor. — Proc. Zool. Soc. London 1877: 270—281.

Dieterlen, F. (1961): Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar. — Z. Säugetierk. 26: 1—13.

Dieterlen, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus, *Acomys cahirinus*. — Z. Tierpsychol. 19: 191—222.

Dieterlen, F. (1965): Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston, 1877), nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Apodemus*. — Säugetierk. Mitt. 13: 152—161.

Dieterlen, F. (1978): *Acomys minous* (Bate, 1905) — Kreta-Stachelmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. I: 452—461.

Dorfmüller-Laubmann, L. (1962): Die Gelbhalsmaus und ihre Jungen. — Kosmos 58: 100—103.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. — Handbuch der Zoologie 8: 1—88.

Frank, F. (1956): Das Duftmarkieren der Großen Wühlmaus, *Arvicola terrestris* (L.). — Z. Säugetierk. 21: 172—175.

Frank, F. (1957): Zucht und Gefangenschafts-Biologie der Zwergmaus (*Micromys minutus subobscurus* Fritsche). — Z. Säugetierk. 22: 1—44.

Freye, H. A. & E. Thenius (1979): Die Nagetiere. — In: Grzimek's Tierleben Bd. 11, Deutscher Taschenbuch Verlag.

Garson, P. J. (1975): Social interactions of Woodmice (*Apodemus sylvaticus*) studied by direct observation in the wild. — J. Zool. Lond. 177: 496—500.

Gemmeke, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). — Z. Säugetierk. 45: 348—365.

Groll, S. von (1988): Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Felsenmaus *Apodemus mystacinus* (Danfort & Alston 1877). — Diplomarbeit Bonn.

Haim, A. & S. Yahav (1982): Non-shivering thermogenesis in winter-acclimatized and in long-scotophase and cold-acclimated *Apodemus mystacinus* (Rodentia). — J. therm. Biol. 7: 193—195.

Haim, A., I. Pelanot & A. Sela (1986): Comparison of ecophysiological parameters between two *Apodemus* species coexisting in the same habitat. — Environmental Quality and Ecosystem Stability, Vol III A/B, Bar-Ilan University Press, Ramat-Gan, Israel: 33—40.

Holišová, V. (1960): Die Nahrung der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* L. im böhmisch-mährischen Höhenzug. — Zool. Listy 9: 135—158.

Kock, D., F. Malec & G. Storch (1972): Rezente und subfossile Kleinsäuger aus dem Vilayet Elazig, Ost-Anatolien. — Z. Säugetierk. 37: 204—229.

Lewis, R. E., J. H. Lewis & S. I. Atallah (1967): A review of Lebanese mammals. Lagomorpha and Rodentia. — J. Zool. Lond. 153: 45—70.

Löhrl, H. (1938): Ökologische und physiologische Studien an einheimischen Muriden und Soriciden. — Z. Säugetierk. 13: 114—160.

Markov, G. (1962): Ökologisch-faunistische Untersuchungen zum Vorkommen der Insectivora und Rodentia in den Gebieten von Petric und Goće Delćev (Südwestbulgarien). — Bulg. Inst. Zool. et Mus., Sofia 11: 5—30. (bulg. mit deutscher Zusammenf.).

Mirić, D. (1966): Die Felsenmaus (*Apodemus mystacinus* Danford et Alston, 1877 — Rodentia, Mammalia) als Glied der Nagerfauna Jugoslawiens. — Z. Säugetierk. 31: 417—440.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 13: 1—49.

Niethammer, J. (1978): *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston, 1877) — Felsenmaus. — In: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, Bd. I: 306—324.

Pechev, T. (1962): Etude du Mulot Rupestre *Apodemus mystacinus* au Bulgarie. — Mammalia 26: 293—310.

Sales, G. D. (1972): Ultrasound and aggressive behaviour in rats and other small mammals. — Anim. Behav. 20: 88—100.

Spitzenberger, F., In: Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1973): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens, Teil II. — Senckenbergiana biol. 52: 393—424.

Stempel, N. (1985): Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratte *Bandicota indica* (Bechstein). — Bonn. zool. Beitr. 36: 9—36.

Thomas, O. (1903): On two new Muridae from Smyrna. — Ann. Mag. nat. Hist. 12: 188—191.

Watts, C. H. S. (1938): The foods eaten by Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. — J. Anim. Ecol. 37: 25—41.

Zimmermann, K. (1953): Die Rodentia Kretas. — In: Zimmermann, K., O. von Wettstein, H. Siewert & H. Pohle: Die Wildsäuger von Kreta, I. — Z. Säugetierk. 17: 21—51.

Zimmermann, K. (1956): Gattungstypische Verhaltensformen von Gelbhals-, Wald- und Brandmaus. — Zool. Garten 22: 162—171.

Zippelius, H.-M. (1958): Aus dem Leben der Gelbhalsmaus. — Kosmos 54: 55—58.
Zippelius, H.-M. (1971 a): Brutpflegeverhalten bei der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*). — Bonn. zool. Beitr. 22: 189—200.
Zippelius, H.-M. (1971 b): Soziale Hautpflege als Beschwichtigungsgebärde bei Säugetieren. — Z. Säugetierk. 36: 284—291.
Zippelius, H.-M. & W. M. Schleidt (1956): Ultraschall-Laute bei jungen Mäusen. — Naturwissenschaften 43: 502.

Sabine von Groll, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 28	Bonn, Mai 1992

Buchbesprechung

Heinrich, D. (1991): *Untersuchungen an Skelettresten wildlebender Säugetiere aus dem mittelalterlichen Schleswig — Ausgrabung Schild 1971—1975.* In: Ausgrabungen in Schleswig, Berichte und Studien 9. Karl Wachholtz Verlag Neumünster 1991. 203 S., 38 Abb., 106 Tab. Kart.

Mit dieser Arbeit erscheint eine weitere Studie der Archäologisch-Zoologischen Arbeitsgruppe Schleswig-Kiel. Wie schon früher und bei anderen Themen, war auch hier der direkte Vergleich zwischen den frühmittelalterlichen Verhältnissen in Haithabu und den hoch- und spätmittelalterlichen in Schleswig möglich: Kontinuität und Brüche werden über einen Zeitraum von mehr als einem halben Jahrtausend sichtbar.

Im Mittelpunkt der Untersuchungen stehen 1350 Reste von Wildsäugetieren, denen 111 890 Reste von Haussäugetieren gegenüberstehen. Daraus wird deutlich, daß die Jagd zwischen dem 11. und der Mitte des 14. Jahrhunderts kaum eine Rolle spielte.

Von 21 bestimmten Säugetierarten entfallen knapp 30 % der Funde auf das Reh und jeweils knapp ein Viertel der Reste auf den Rothirsch und Feldhasen; Rotfuchs und Wildschwein sind mit 7 % bzw. 6 % im Gesamtmaterial vertreten.

Soweit möglich, wurden bei den einzelnen Tierarten Fragmentierungsgrad, Erhaltungszustand, Häufigkeit der Skelettelemente, Zerlegungsspuren, Alter, Geschlechtsverhältnis, Körpergröße und -gestalt, Besonderheiten der Knochenbearbeitung und pathologische Veränderungen sowie zoogeographisch-ökologische und kulturgeschichtlich-ökonomische Aspekte untersucht. Aus der Fülle der Ergebnisse herausgegriffen: nach Zeitphasen (vor bzw. nach 1200 A. D.) unterschiedlich, dominieren u. a. Feldhasen in der sog. Frühphase, Rothirsche in der sog. Spätphase. Außerdem waren die subfossilen Rehe, Wildschweine und Rothirsche aus Norddeutschland im Durchschnitt größer als ihre heutigen Vertreter.

Insgesamt gilt festzuhalten, daß mit der vorliegenden Studie faunenhistorische und paläoökonomische Zusammenhänge verdeutlicht werden, die für die mittelalterliche Stadt Schleswig und ihre Umwelt Geltung hatten. G. Nobis

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 29—34	Bonn, Mai 1992

Variation in *Francolinus adspersus* Waterhouse, 1838, of the South West Arid Zone of Africa

P. A. Clancey

Abstract. The Red-billed Francolin *Francolinus adspersus* is the most xeric of a group of three ventrally scaled or barred phasianids more or less confined to the Southern African Subregion. Shown as exhibiting a measure of variation by R. Meyer de Schauensee in 1931 on the basis of a small sample from the Lake Ngami region of Botswana, few other authors have recognised *F. adspersus* as being other than a monotypic species. A re-examination of the case shows that the pale phenotypes named as *F. a. kalahari* are not confined to northern Botswana, but extend west to north-western Namibia and the mid- and lower Kunene R. valley of Angola, and effectively split the darker populations, which constitute the nominate race of de Schauensee. The males of the latter are also now found to range larger in size than those of the pallid, more desertic, population named *kalahari*. On the basis of a now enlarged range of characters, including a mensural one, and the determining of acceptable ranges for both pale (and small) and dark (and large) forms, the Red-billed Francolin requires to be seen as a polytypic species.

Key words. Francolins, monotypic, substrate colour response, arid zone, polytypic status.

The Red-billed Francolin *Francolinus adspersus* Waterhouse, 1838, of the northern and north-eastern aspects of the South West Arid Zone is one of a complex of three largely allopatric scaled and barred francolins centred in the south of the African continent. It was initially discovered during General Sir J. E. Alexander's 1830s expedition to what is today Namibia, and is distributed from central and northern Namibia and the drier parts of south-western Angola, east north of the Kalahari desert of Botswana to the mid-Zambesi valley of south-western Zambia and the north-west of Zimbabwe, where it meets and is then replaced by the Natal Francolin *Francolinus natalensis* Smith, 1834, to the east and south-east.

The Red-billed Francolin affects dry acacia and mixed bushveld vegetational types, and examination of the relevant map in Snow (1978) shows that records are largely clustered along the major rivers impinging on the northern districts of the arid zone, such as the Kunene, Okavango and mid-Zambezi. On the basis of Alexander's account of his expedition, Macdonald (1951) restricted the type-locality to the upper Kuiseb River in western Damaraland on the edge of the plateau. The species is generally viewed as monotypic, but as long ago as 1931 Meyer de Schauensee demonstrated that it showed a measure of geographical variation when he described *F. a. kalahari*, based on a small sample of three specimens from Lake Ngami, Botswana, as discrete from the central Namibian population on a whiter throat, more strongly barred upper mantle and hind neck, and greyer pileum and dorsal surface; also on a slightly smaller bill. The name employed is singularly inapposite, as the present francolin does not normally occur in the largely waterless Kalahari region.

Table 1: The size differential (in mm) as demonstrated by wing-length in two population groupings in the Red-billed Francolin.

Population	male age class	n	range	$\bar{x}$	s. d.	female age class	n	range	$\bar{x}$	s. d.
1. Gt Namaqualand — Damaraland, Namibia	ad.	11	191—201	195.0	4.26	ad.	9	170—177.5	173.3	1.91
	1st y.	11	178—188	183.8	3.54	1st y.	2	160, 164	—	—
2. N. W. Zimbabwe, adj. Botswana and S. W. Zambia	ad.	7	182—190	186.1	3.02	ad.	4	174—180	175.5	—
	1st y.	2	174, 176	—	—	1st y.	5	160—167	165.4	3.04
3. N. W. Botswana, N. E. Namibia & Caprivi Strip	ad.	3	180—190	183.5	—	ad.	3	170—177	173.3	—
	1st y.	5	170.5—177	173.0	3.04	1st y.	6	160—168	163.3	3.44
4. Kaokoland, N. W. Namibia	ad.	2	179, 180	—	—	ad.	2	173, 174	—	—
	1st y.	2	170, 177.5	—	—	1st y.	7	159—165	163.0	2.23
5. S. Angola (after Rosa Pinto (1983))	ad. & 1st y.	—	159—191 (in 30 measured)	—	—	ad. & 1st y.	—	163—170	—	—

12 ad. ♂ from populations 2—4, wings 179—190 (184.3), s. d. 4.16, in 9 1st y. 170—177.5 (173.6), s. d. 3.01; wings in 9 ♀ ads 170—180 (174.3), s. d. 2.82, in 18 1st y. 159—168 (163.7), s. d. 2.92.

C. D. between ad. ♂ (n = 12) pf Nos 2—4 compared with No. 1 = 1.27 (joint nonoverlap 89/90 %).

C. D. between 1st y. ♀ of Nos 2—4 (n = 9) and No. 1 (n = 11) 1.42.

Namibian plateau males (*F. a. adspersus*) are statistically larger than in *F. a. kalahari*, particularly when in sub-adult (1st year) dress (population 1). By contrast, females do not range significantly larger, except in respect of variation in tail-length, which in population 1 ranges greater: 90—93.5, versus 83.5—87 mm in *kalahari*. In *F. adspersus* sub-adult males agree closely in their dimensions with their respective adult females, but carry rudimentary spurs, while sub-adult females are shorter winged than either. Note also that population 2 and of the eastern Caprivi Strip of Namibia (population 3) are part of the taxon *F. a. adspersus*.

While *F. a. kalahari* is seldom recognised, it was listed in the Southern African Checklist (Clancey 1980), largely on the basis of greyer upper-parts and rather smaller bill. A recent re-examination of the issue reveals that variation in colour is slight, populations inhabiting desertic country generally paler and rather more greyish buffy brown on the vertex and over the upper-parts and adjacent wing surfaces, the dark grey ventral barring on the whole finer with whiter light interstices than birds of mesic plateau. Such desertic differentiates are not peculiar, however, to the northern parts of Botswana, but extend far to the west to reach Kaokoland and the north-western interior edge of the Namib and adjacent south-western Angola

The utilization of colour variation on its own in recognising two subspecies in *F. adspersus* as envisaged by Meyer de Schauensee raises difficulty as birds every bit as dark and densely barred below as those of the Damaraland highlands (topotypical *F. adspersus*), and particularly those of the Waterberg of Namibia (see Clancey 1989), are present in the north-eastern aspects of the species' range in the mid-Zambezi drainage. On the disposition of colour variables on their own, nominate *F. adspersus* requires to be viewed as a polytopic subspecies, its two parts sundered by interposed elements of the lighter, desertic *kalahari*, this finding presupposing that the lighter colouration of the latter is in large part both edaphic and reduced humidity level related. A parallel case is to be found in the Orange River Francolin *Francolinus levaillantoides* (Smith), 1836, which occurs sympatrically with *F. adspersus* over part of its range. *F. levaillantoides* is singularly responsive to variation in the colour and texture of its immediate substrate (see Hoesch & Niethammer 1940) in the more arid parts of its range from northern Botswana to Namibia, and to higher rainfall (and humidity) levels in the mesic grasslands of the eastern plateau in the Transvaal and Orange Free State. Apart from francolins, the assumption of lighter and often less densely streaked plumage is manifest in a wide range of both polytypic non-passerines and passerines affecting the same ecogeographical belt disposed along the northern parts of the South West Arid Zone of the Afrotropics. This transitional zone is in effect a major ecotone, interposed as it is between the steppe-like and karoo conditions present to the south and the mesic woodland savanna — the so-called Miombo — of south-central Africa distributed immediately to the north of it.

In his original description of *F. a. kalahari* Meyer de Schauensee alluded to a rather shorter bill as a possible subspecific character. Measurements assembled for the present research showed that bill-length varied irregularly, perhaps seasonally, throughout the range of the species and could not usefully be used as a taxonomic character. However, the Red-billed Francolin does show interesting and marked variation in size, which is obscured to an extent by the wide differences existing between the wing-lengths of adults and sub-adults in males and the close similarity between adult females and sub-adult (first year) males in their wing-length. Mensural data reveals that males of nominate *adspersus* from the western segment of its disrupted range (in Namibia) are in the main larger than those of the desertic *kalahari* from the north of the territory and Botswana, and, of some significance, from those of its north-eastern population, with which they agree in colouration. Wings in adult males of *F. a. adspersus* measure 190—201+ (195.0), of sub-adults 178—188 (183.8), *versus* 179—190 (184.3) and 170—177.5 (173.6) mm in *kalahari*. Interestingly, a comparable size difference does not show up in the case of both adult and sub-adult females as shown in Table 1. The high variability of tail-length in all populations limits the use of this statistic in research. Much of it is age related, but not always clearly so, and in so far as mensural variation is concerned I have restricted usage here to an interpretation of wing-length data alone.

In concluding that *F. a. kalahari* warrants recognition as a continuously distributed xeric subspecies of desertic country discrete from nominate *F. adspersus* on colour and size grounds, consideration also requires to be addressed to the interesting question as to how *F. a. adspersus* came to have its range split by intrusive elements of *kalahari*. The contemporary combination of plumage and mensural variables of subspecific import in large derives from distant events in the species' evolutionary history, and interaction between onsets and later declines in alternating climate patterns, which, over the millennia, have materially influenced the entire biota of the region inhabited by the present francolin. This lies across the northern parts of a vast arid and semi-arid zone of very long standing. It is posited that in all probalility the dark coloured and heavily banded nominate form populations evolved and spread territorially during a mesic climatic phase to later shrink and fragment in the face of the onset of extreme aridity, which, however, favoured the colonization of territory so vacated by desertic phenotypes moving in from country bordering the Namib to the west. The size reduction here shown to occur in the males of the north-eastern segment of *F. a. adspersus* may be either the result of geneflow from contiguous elements of *F. a. kalahari* or a completely independent response to local ecological influences. It is significant that taxonomically relevant variation in size is restricted to males, which, uniquely, is more marked in the case of birds in sub-adult dress. As shown in Table 1 the coefficient of difference in adult males falls just below the conventional limit for the recognition of subspecies (1.28), whereas in subadults the C.D. value is 1.42.

A final decision to recognise *F. adspersus* as a polytypic francolin must seemingly very largely rest on a combination of colour and ventral barring criteria, with the minor size-difference in males of secondary significance, as briefly summarized in the following arrangement of the populations:

a) ***Francolinus adspersus adspersus*** Waterhouse, 1838: upper Kuiseb River, western Damaraland, Namibia.

Crown Sepia (Ridgway 1912); dorsum and wings similar, the light interstices in the vermiculated pattern Tawny-Olive. On the underside with narrow dark grey transverse barring relatively broad and closely set, especially over the upper breast. Lower abdominal and thigh feathers deep buffy grey, coarsely freckled with a darker shade. Size large in males: adults with wings 191—201+, sub-adults 178—188 mm (Namibian population). Eastern populations with wing-lengths in males as in *F. a. kalahari*.
Range: The plateau of Namibia from the mid-Great Fish R. at Seeheim, north to Damaraland, and with a detached population present in the mid-Zambezi drainage from the eastern Caprivi Strip to south-western Zambia and north-western Zimbabwe (this not separable on the male size character from *F. a. kalahari*).

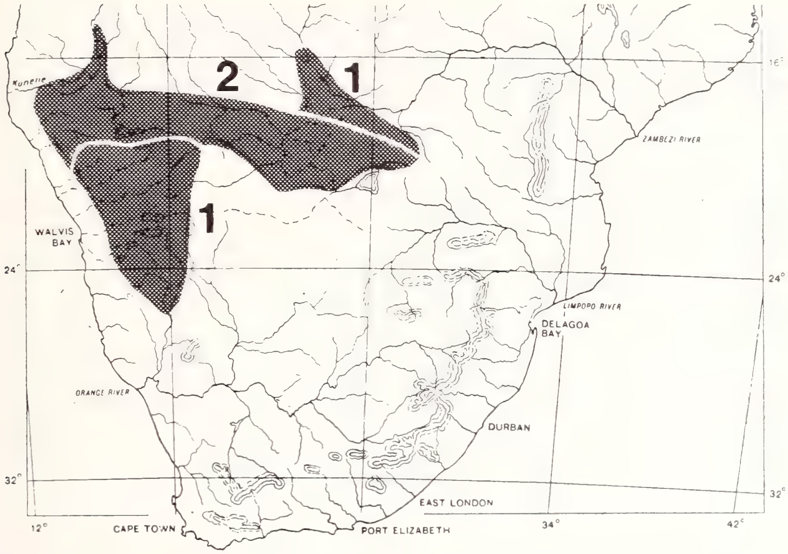


Fig. 1: Sketch-map of Southern Africa showing the range of the Red-billed Francolin and the disposition of the two races: 1. *Francolinus adspersus adspersus* Waterhouse, 2. *Francolinus adspersus kalahari* de Schauensee.

Remarks: The triad of southern African scaled and barred francolin species: *F. capensis*, *F. natalensis* and *F. adspersus*, comprises in the main allopatric taxa, but with marginal range overlap between *natalensis* and *adspersus* occurring in parts of north-western Zimbabwe, south to ca 19° 30' S. There is no indication that they hybridize at this point of contact (see Irwin 1981).

b) ***Francolinus adspersus kalahari*** de Schauensee, 1931: Lake Ngami, north-western Botswana

Francolinus adspersus kalaharicus Macdonald, 1957 (lapsus).

Paler and buffier over the crown than last, and dorsum and wings lighter and greyer in series (about greyish Buffy Brown, the pale interstices Pinkish Buff). Ventral barring paler grey and not so closely set, especially on the breast, the pallid interstices whiter; abdominal and thigh feathering whiter and less freckled. Size smaller in case of adult and sub-adult males: adults, wings 179—190, sub-adults 170—177.5 mm. Range: Kaokoland and adjacent north-western Namibia and south-western Angola in Mossamedes and Cunene, east to western Caprivi and the Okavango Swamp region of Botswana, south to Lake Ngami and east to the periphery of the Makgadikgadi Pan and the arid course of the Nata R. in the extreme east. See Map 1. Remarks: The character of heavier whitish barring to the hind neck and upper mantle given in the original diagnosis of *kalahari* is inconstant in both subspecies and largely one of immaturity.

While shown as reaching near to the western limits of the Transvaal in Snow (1978), Kemp et al. (1985) state that "there are no confirmed records of this species (*adspersus*) occurring in the Transvaal", available records in the literature resulting from confusion with *F. natalensis*. Confusion with sub-adult *F. capensis* probably also resulted in the recording of *adspersus* from the lower Orange R. in Snow (1978).

Acknowledgements

For the loan of material I am grateful to the Ornithologists of the Transvaal Museum, Pretoria (Dr A. C. Kemp), the East London Museum (C. J. Vernon) and the State Museum of Namibia, Windhoek. Dr Kit Hustler, Ornithologist of the National Natural History Museum of Zimbabwe, Bulawayo, also assisted with data on Botswanan and Zimbabwean skins. To all concerned I extend my thanks.

Zusammenfassung

Francolinus adspersus, der Rotkehlfrankolin, ist die am stärksten xerophile Art aus einer in ihrer Verbreitung auf das südliche Afrika beschränkten Gruppe von drei Frankolinhühnern (*Francolinus capensis*, *F. natalensis*, *F. adspersus*), die durch Schuppen- oder Querwellenzeichnung des Gefieders der Unterseite gekennzeichnet ist. Abgesehen von Meyer de Schauensee, der 1931 nach drei Exemplaren aus dem Gebiet des Ngami-Sees in Botswana eine Subspezies *Francolinus adspersus kalahari* benannte, haben die meisten Autoren *F. adspersus* für eine monotypische Art gehalten. Eine neue Untersuchung größeren Materials zeigte nun, daß blaß gefärbte Stücke wie die, auf die Meyer de Schauensee den Namen *F. a. kalahari* gründete, nicht auf das Gebiet des Ngami-Sees beschränkt sind, sondern westwärts bis Nordwest-Namibia und bis zum mittleren und unteren Kunene in Angola vorkommen und sich damit zwischen dunkler gefärbte Populationen im Süden (Hochland von Namibia) und im Nordosten (Sambesigebiet) schieben, deren erstere sich durch etwas bedeutendere Größe der ♂ auszeichnet; auf sie gründet sich der Name *adspersus* Waterhouse, 1838.

Literature

Clancey, P. A. (1989): Taxonomic and distributional findings on some birds from Namibia. — Cimbebasia 11: 111—113.

Clancey, P. A. (ed.) (1980): S. A. O. S. Checklist of Southern African Birds. — Southern African Ornithological Society, Johannesburg, pp. 325.

Hoesch, W. & G. Niethammer (1940): Die Vogelwelt Deutsch-Südwestafrikas. — J. Orn. 88, Sonderheft, pp. 404.

Irwin, M. P. S. (1981): The Birds of Zimbabwe. — Quest Publ., Salisbury, pp. 464.

Kemp, M. I., A. C. Kemp & W. R. Tarboton (1985): A catalogue of the birds of the Transvaal. — Transvaal Museum, Transvaal Nature Conservation Division, Pretoria, pp. 887.

Macdonald, J. D. (1951): Types and type-localities of Alexander's Damaraland birds. — Ostrich 22: 2—5.

Macdonald, J. D. (1957): A contribution to the ornithology of western South Africa. British Museum (Nat. Hist.), London, pp. 174.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — Ridgway, Washington, D. C.

Rosa Pinto, A. A. da (1983): Ornitologia de Angola. Vol. 1. Non Passeres. — Instituto de Investigaçao Cientifica Tropical, Lisboa, pp. 692.

Schauensee, R. M. de (1931): A new form of Francolin. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 83: 453.

Snow, D. W. (ed.) (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — British Museum (Nat. Hist.), London, pp. 390.

Dr P. A. Clancey, Research Associate, Durban Natural Science Museum, P. O. Box 4085, Durban 4000, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 35—44	Bonn, Mai 1992

Note sur la validité de la sous-espèce de Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica namnetum*

Eric Pasquet

Abstract. The white spotted bluethroat (*Luscinia svecica cyanecula*) breeds mainly in Europe where isolated populations are observed. One of them occupies a narrow band along the French Atlantic coast. It was described by Mayaud (1934) as a subspecies (*L. s. namnetum*), principally in regard of its small size and its saltmarshes preference. Vaurie (1955, 1959) did not follow this opinion, considering that the population was the south-west end of a decreasing size cline in Europe. The aim of the present work is to quantify the difference of size between these two forms. 96 museum specimens, all males from known origin, have been used; 7 mensurations have been taken. The multivariate analysis points out a first factor consistent with body size. The variation on this first axe shows a high difference between the two forms if compared with the one within the populations of "*cyanecula*" from the sample as well as in comparison with some other European polytypic species. No shape modification appeared. Concerning this size gap together with the geographical isolation, it is appropriate to recognize the subspecies "*namnetum*".

Key words. *Luscinia svecica namnetum*, Passeriformes, France, morphometry.

Introduction

La Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*, Muscicapidae) est un passereau transpaléarctique qui présente deux groupes de populations: l'un à miroir roux, principalement asiatique, l'autre à miroir blanc, principalement européen.

Le phylum à miroir blanc regroupe en Europe trois ensembles géographiquement distincts: *L. s. cyanecula* (Meisner) est la forme la plus répandue, présente de l'est de la France aux pays baltes. On distingue ensuite la petite population des sierras espagnoles au statut taxinomique incertain, *L. s. "azuricollis"*, (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988) et une autre population, *L. s. namnetum*, qui est limitée à la côte atlantique française et à laquelle Mayaud (1934) a attribué le statut de sous-espèce. Dans sa description d'origine, *L. s. namnetum* a été distinguée de *L. s. cyanecula* pour sa plus petite taille, celle-ci représentée alors par les mensurations de l'aile et de la queue, ainsi que par une aile plus pointue (Mayaud 1934). Cette distinction n'a cependant pas été reconnue par Vaurie (1955), qui estimait que la différence était très faible et sans importance taxinomique; ces individus devaient être considérés comme faisant partie d'un cline de taille du nord-est au sud-ouest (Vaurie 1959). Il est vrai qu'en dehors des mensurations, les individus *namnetum* ne se distinguent pas par le phénotype des individus *cyanecula*.

Le statut des Gorgebleues nicheuses ou migratices en France a fait l'object d'études détaillées par Mayaud (1938, 1939, 1958) et des éléments morphologiques, morphométriques et écologiques y sont donnés qui étayent la reconnaissance d'une sous-espèce. Outre la coloration généralement plus intense du plumage (mais des individus *cyanecula* peuvent présenter une couleur bleue du plastron aussi intense) et la tonalité bleue des oeufs, Mayaud souligne les différences de moyennes des mensurations

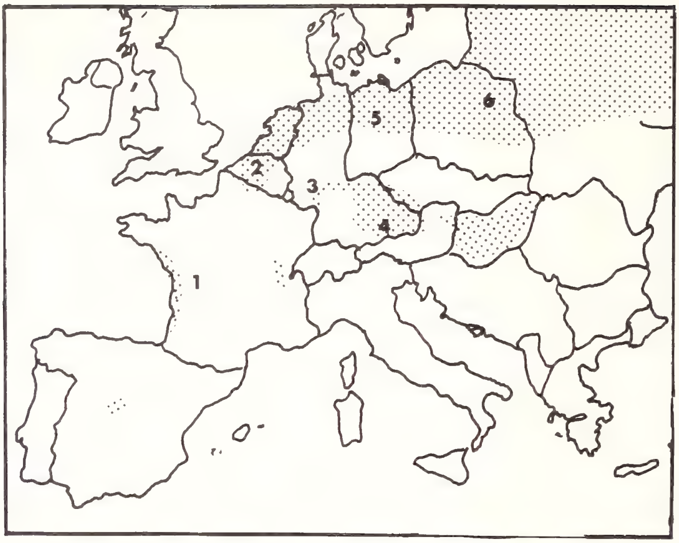


Fig 1: Aire de reproduction de la Gorgebleue à miroir blanc en Europe (en pointillés). Localisation des différents échantillons: 1 = côte atlantique française; 2 = Flandres et Pays-Bas; 3 = vallée du Rhin; 4 = Bavière; 5 = Saxe et Berlin; 6 = Est de la Pologne.

classiques des adultes et de leurs oeufs ainsi que des caractéristiques écologiques particulières: nidification dans des milieux à formation végétale basse, soumis à l'influence marine (marais salants, prés salés, chenaux soumis au marnage). Adaption qui ne semble cependant pas stricte puisque des individus nichent aussi dans les milieux d'eau douce proches (Marion 1977).

Cette forme ne se reproduit que sur une frange très étroite (<10 km) le long de la côte atlantique française depuis le bassin d'Arcachon jusqu'au Morbihan et est ainsi éloignée de quelques centaines de kilomètres des noyaux reproducteurs les plus proches de l'autre forme, Ardennes et vallée du Rhin (fig. 1). Cet isolement lui confère le statut de population au sens biologique.

Quelques couples dont on ne saurait affirmer l'appartenance à l'une ou l'autre forme se reproduisent en France à l'écart de ces noyaux, d'une part en Haute-Normandie et en Haute Marne, d'autre part dans les basses vallées du Doubs et de l'Ain ainsi qu'en Savoie; d'après les quelques individus mesurés, ces oiseaux semblent appartenir à la sous-espèce *cyanecula*.

Nous nous proposons ici de quantifier la différence morphométrique (analyse de taille et de forme) entre les deux sous-espèces et de les comparer à la variabilité géographique de *L. s. cyanecula* au sein de sa distribution. Celle-ci occupe en effet une grande partie de l'Europe et compte tenu de l'existence d'un cline de taille décroissante en Europe, généralement admis ou perceptible pour de nombreuses espèces (Vaurie 1959), les individus d'Alsace ou des Flandres sont probablement plus petits que ceux de Pologne. Les Gorgebleues de la côte atlantique pourraient effectivement ne représenter que l'extrémité du cline au sein du phylum à miroir blanc. Il s'agit donc de quantifier l'ampleur des différences de taille observées.

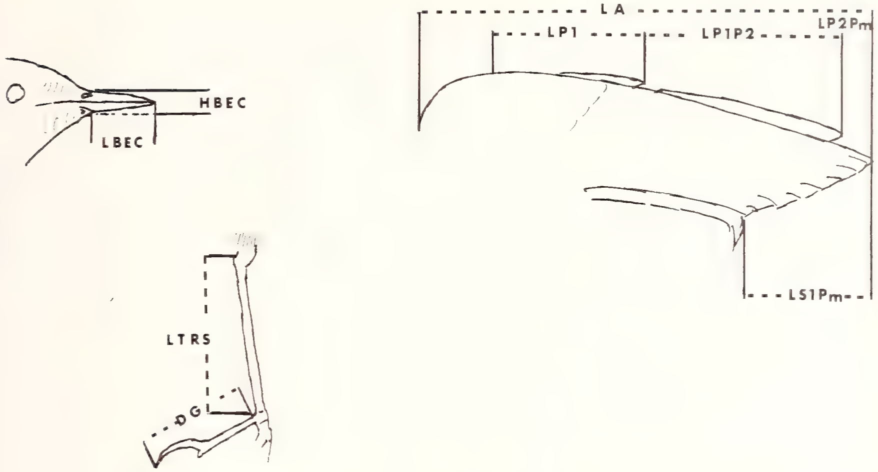


Fig 2: Définition des mensurations: LBEC = longueur du bec; HBEC = hauteur du bec; LA = longueur de l'aile pliée; LP1 = longueur de la 1ère primaire; LP1P2 = longueur entre la 1ère et la 2ème primaire; LP2Pm = longueur entre la 2ème primaire et la pointe de l'aile; LS1Pm = longueur entre la 1ère secondaire et la pointe de l'aile; LTRS = longueur du tarse; DG = longueur du doigt.

Données et méthodes d'analyses

L' analyse a porté uniquement sur des spécimens en peau conservés dans les collections de muséums européens et américain (voir remerciements). N'ont été retenus que les spécimens prélevés aux mois d'avril à juillet dans des régions où l'espèce est, ou a été, connue comme reproductrice (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988), ceci afin d'éviter de prendre en compte des oiseaux en migration d'origine inconnue et des individus à des stades de plumage différents. Ces oiseaux correspondent donc à des nicheurs certains ou probables.

Sur 189 specimens examinés, 147 ont été retenus. Ils ont été regroupés en six zones d'origine (fig. 1). Parmi ces oiseaux, certains dont le bec était abîmé ou les plumes trop usées ont dû être éliminés. Finalement l'analyse a porté sur 96 individus, tous mâles car, compte tenu du dimorphisme sexuel observé (Svenson, 1970), les femelles ne pouvaient être incluses dans cette analyse. Elles étaient cependant trop peu nombreuses pour être analysées séparément. Neuf mensurations ont été relevées, la longueur de l'aile pliée à la règle à butée, les autres au pied à coulisse (fig. 2).

Ces données ont été traitées par analyse en composantes principales (ACP). L' ACP est bien indiquée pour des études morphométriques et permet dans de nombreux cas d'extraire un premier facteur qui, lorsqu'il est bien corrélé aux différentes mensurations, peut être une meilleure représentation de la taille que chacune d'entre elles.

Résultats

La première remarque concerne les coefficients de variations (cv) des différentes mensurations par zone d'origine (tab. I). Certaines mensurations présentent un très faible cv (cas de la longueur d'aile), pour d'autres au contraire il est beaucoup plus important comme pour P2PM et S1PM (fig. 2). L'étalement de ces mesures reflète pour une part la difficulté à mesurer ces éléments de manière reproductible avec un

Tableau I: Moyenne et coefficient de variation des 9 mesures par zone d'origine.

Zone	1		2		3	
n	18		33		18	
LA	67,33	*1,39*	74,06	*2,54*	74,03	*1,46*
LBEC	7,89	*5,23*	8,32	*4,65*	8,42	*7,63*
HBEC	2,87	*5,39*	3,12	*4,86*	3,05	*5,98*
LTRS	23,22	*3,06*	25,16	*3,47*	24,85	*3,10*
DG	11,91	*4,01*	13,18	*5,09*	12,61	*3,48*
LP1	20,78	*6,54*	22,17	*8,36*	21,56	*4,55*
LP1P2	28,13	*3,96*	32,32	*4,91*	31,93	*3,70*
LP2Pm	4,72	*19,11*	5,50	*12,12*	5,65	*15,99*
LS1Pm	14,64	*8,60*	16,25	*12,71*	17,00	*7,07*

Zone	4		5		6	
n	10		12		5	
LA	75,10	*1,59*	74,75	*2,70*	76,00	*1,68*
LBEC	8,38	*4,16*	8,51	*6,60*	8,98	*5,89*
HBEC	2,95	*5,02*	3,23	*5,50*	3,33	*5,49*
LTRS	25,09	*3,01*	25,33	*4,15*	24,54	*0,62*
DG	12,73	*5,03*	13,43	*6,83*	12,85	*4,74*
LP1	22,66	*6,54*	22,23	*7,15*	21,82	*2,25*
LP1P2	31,72	*4,08*	32,80	*5,47*	31,82	*1,99*
LP2Pm	5,58	*11,49*	5,79	*17,77*	5,44	*6,92*
LS1Pm	17,11	*9,34*	16,24	*11,11*	18,02	*5,05*

Tableau II: Résultats de l'analyse en composantes principales.

Matrice de corrélation

	LA	LBEC	HBEC	LTRS	DG	LP1
LBEC	0,3488					
HBEC	0,4159	0,3954				
LTRS	**0,6749**	0,2764	0,3817			
DG	0,4231	0,2751	0,4284	0,4650		
LP1	0,4112	0,1633	0,1604	0,3840	0,2250	
LP1P2	**0,8313**	0,3196	0,4111	**0,6138**	0,4607	0,1279

Valeurs propres

	Valeur propre	% d'inertie	% cumulé
COMP1	3,46	49,4	49,4
COMP2	0,97	13,9	63,3
COMP3	0,85	12,2	75,5

Vecteur propre et *coefficient de corrélation*

	COMP1		COMP2		COMP3	
LA	0,47	***0,87***	0,18	*0,18*	-0,23	*-0,21*
HBEC	0,29	*0,54*	-0,45	*-0,44*	0,56	*0,52*
LBEC	0,35	*0,65*	-0,43	*-0,42*	0,25	*0,23*
LTRS	0,43	***0,80***	0,24	*0,24*	-0,16	*-0,15*
DG	0,36	*0,67*	-0,14	*-0,14*	0,01	*0,01*
LP1	0,24	*0,45*	0,71	***0,70***	0,56	*0,52*
LP1P2	0,44	***0,82***	-0,07	*-0,07*	-0,48	*-0,44*

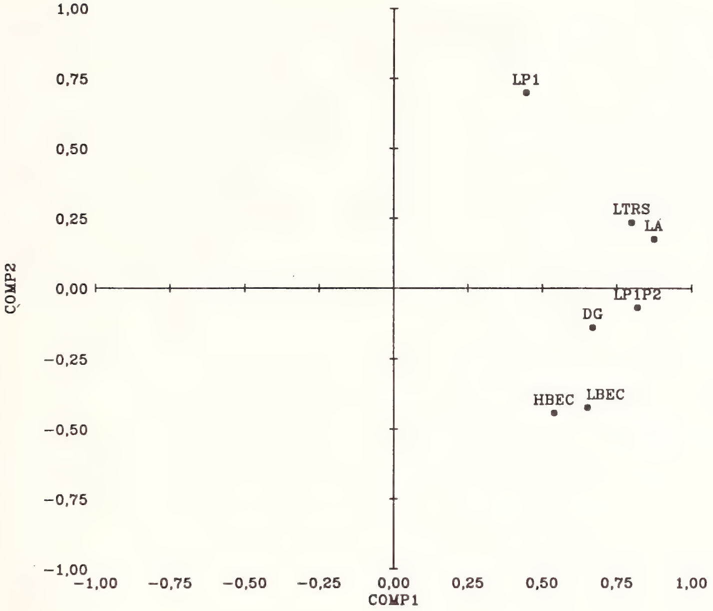


Fig 3: Cercle des corrélations.

pied à coulisse, pour une autre le degré variable d'usure des plumages en fin de saison juste avant la mue, et enfin l'état très variable de la mise en peau des spécimens.

L' analyse en composantes principales a été réalisée avec, puis sans P2PM et S1PM. Du fait de la forte dispersion de leur valeurs, leur présence dans l'analyse n'apporte rien aux résultats. Il n'en sera donc pas tenu compte dans l'interprétation. Nous avons conservé les 7 mensurations suivantes: LA, LBEC, HBEC, LTRS, DG, LP1, LP1P2 (fig. 2).

La matrice des corrélations entre les variables présente des valeurs assez fortes entre longueur du tarse et longueur de l'aile ou encore LP1P2 (tab. II). Le premier facteur de l'ACP extrait à lui seul 49,4 % de l'inertie totale et le vecteur propre associé montre des corrélations toutes positives avec les variables et des coefficients de corrélation supérieurs à 0,8 pour LA, LP1P2 et LTRS (fig. 3). Le premier facteur peut être ainsi assimilé à un facteur de taille. Précisons que comme les mensurations prises dans cette analyse ne concernent que des parties externes (aile, tarse, bec et doigt), ce facteur ne peut être assimilé, a priori sans vérification, à la taille du corps ou à la masse de l'oiseau. Dans le cas présent la longueur d'aile est bien corrélée au premier facteur; lorsque l'on intègre la masse ou d'autres mensurations du squelette, les résultats sont généralement assez différents et le tarse peut alors être un meilleur indice de taille (Rising & Somers 1989; Freeman & Jackson 1990). Le second facteur n'extrait que 15 % de l'inertie totale et seule LP1 lui est fortement corrélée.

La représentation des individus dans le plan factoriel F1*F2 isole parfaitement les oiseaux de la côte atlantique des autres individus sur les faibles valeurs de l'axe 1.

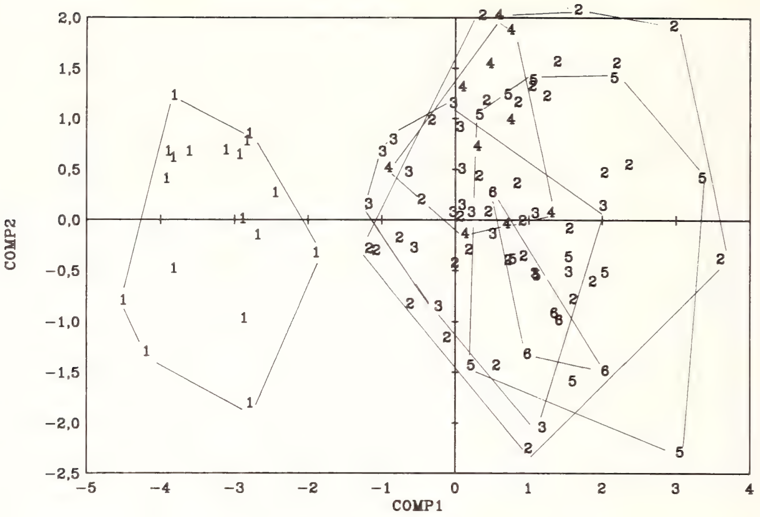


Fig 4: Plan factoriel. Les individus sont représentés par le numéro de leur zone d'origine.

Compte tenu des corrélations toutes positives des variables avec ce premier facteur, on peut considérer ces individus comme globalement plus petits. Les mesures de poids disponibles confirment cette différence de taille: ainsi 95 mâles reproducteurs de la côte atlantique ont une masse moyenne de 15,3 g (écart-type: 2,4) (J. Taillandier, comm. pers.) alors que les 11 individus mâles nicheurs pesés au Neusiedlersee (Autriche) atteignent 16,7 g. (extrêmes: 15,3—19,1) (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988).

Les polygones représentant les oiseaux des différentes zones du centre de l'Europe sont très superposés sur le plan factoriel, le polygone correspondant à la zone 2 englobant d'ailleurs la quasitotalité des autres individus *cyanecula*. On ne peut donc y distinguer une quelconque variation de taille. Le deuxième facteur n'apporte pas de complément significatif sur les positions relatives des différents groupes d'individus.

Il y a donc lieu de reconnaître (1) une importante discrimination de taille, mais non de proportions, entre les oiseaux des formes *cyanecula* et *namnetum*; (2) il n'apparaît pas, dans la limite des mensurations choisies, des spécimens mesurés et de leur nombre, de variation au sein des *cyanecula*.

Conclusion — discussion

L' analyse morphométrique multivariée valide sur le plan statistique les résultats que Mayaud (1934) a obtenu de manière plutôt intuitive sur un petit échantillon. Les Gorgebleues *namnetum* sont plus petites que les *cyanecula*. La variation de taille de *cyanecula* au sein de la zone étudiée est très faible en regard de celle qui sépare les deux formes. Cette forte discontinuité de taille entre les deux sous-espèces se superpose bien à celle de la distribution géographique. Contrairement à l'opinion de Vaurie

Tableau III: Mesures de longueur d'aile pour quelques passereaux en Europe, D représente l'indice de variation $| 2(L1-L2)/L1+L2 |$ entre les formes placées aux extrémités des flèches.

		N	Longueur d'aile	D
Luscinia svecica				
cyanecula	Pays-bas	33	74,0-->	
namnetum	France	18	67,3<--	0,09
scecica	Suède	11	76,6	
Oenanthe oenanthe				
leucorrhoa	Gröenland	18	105,2-->	
	Islande	49	102,6	
oenanthe	Féroé	23	99,7	
	Norvège	19	96,4	
	Urss	8	99,0<--	0,06
	W Allemagne	19	96,2	
	Pays-Bas	19	95,2<--	0,10
libanotica	Espagne	15	96,3	
seebohmi	NW Afrique	15	96,4	
Luscinia megarhynchos				
megarhynchos	W&S Europe	28	83,9	
	Portugal	6	82,8	
	Balkan, Grèce	62	86,2	
africana	Caucase	93	86,2	
Prunella modularis				
hebridum	Ecosse	31	68,9-->	
occidentalis	Angleterre	31	69,1	
modularis	Pays-Bas	78	71,1	
	W Allemagne	33	69,7	
	E Allemagne	28	71,1	
meinertzhageni	Yougoslavie	14	70,1	
euxina	Bulgarie	7	69,4	
obscura	Iran	5	69,8	
	Caucase	34	69,1	
mabboti	Italie	8	70,3<--	0,02
Lanius excubitor				
galliae	France	10	110,0-->	
meridionalis	France et Espagne	6	108,0<--	0,02
Anthus spinoletta				
littoralis	Scandinavie	18	90,8	
petrosus	Ecosse	10	90,6	
meinertzhageni	Hébrides	10	91,0	
kleinschmidti	Féroé	6	93,0	
spinoletta	Europe	61	91,5-->	
coutellii	Caucase	16	87,5<--	0,04
Troglodytes troglodytes				
islandicus	Islande	13	58,2-->	
borealis	Féroé	8	54,0	
zetlandicus	Shetland		52,5	
indigenus	Angleterre	10	50,0	
troglodytes	Pays-Bas	73	49,8	
	Suède	10	49,5	
	Roumanie	9	49,2<--	0,17
koenigi	Sardaigne	12	49,0	
kakylorum	Algérie	6	48,3	
hyrcanus	Caucase	51	50,0	

(1955), il est donc justifié de considérer cette population atlantique comme une sous-espèce bien distincte. La distribution en Europe centrale est certes fragmentée mais ne présente pas de populations géographiquement aussi isolées.

Le sens de variation peut être rapproché de celui proposé par la règle de Bergmann (1847) qui stipule que, chez les homéothermes, la taille du corps augmente avec la latitude; le rapport surface/volume et la déperdition de chaleur seraient ainsi faibles en permettant une bonne adaptation aux climats plus froids. Si cette règle est généralement admise pour les oiseaux paléarctiques, aucune analyse numérique n'en a été réalisée. Selon Zink & Remsen (1986), elle ne serait que faiblement valide pour les oiseaux d'Amérique du Nord puisque seules 39 espèces sur 92 (42 %) la respecteraient. Cependant, cette étude ne s'appuie que sur la longueur d'aile qui, nous l'avons souligné précédemment, ne peut représenter directement la taille ou la masse d'un individu.

Qu'en est-il enfin de la variation morphométrique chez d'autres passereaux européens?

Les études morphométriques sont assez peu nombreuses en Europe et généralement très disparates tant d'un point de vue méthodologique (mensurations, type d'analyses) que sur le plan de la couverture géographique; de surcroît, il n'y a pas de document de synthèse sur la variabilité géographique dans l'ouest paléarctique, comparable à celui réalisé par Zink & Remsen (1986) pour les oiseaux de l'Amérique du Nord.

Des informations de comparaison ont été obtenues dans les deux compilations bibliographiques européennes de Cramp (1988) et Glutz von Blotzheim & Bauer (1988). Nous avons retenu des données de variations de la longueur d'aile, mensuration le plus fréquemment rapportée, pour six espèces plus ou moins proches de *Luscinia svecica* (tab. III); ces différents cas prennent en compte des zones plus ou moins éloignées au sein de l'ouest paléarctique et des espèces à plus ou moins fort polytypisme. Ces mesures d'ailes ont toutes été prises sur des spécimens en peau et de sexe mâle; elles sont donc assez comparables entre elles, bien que de nombreuses personnes soient à l'origine de ces mensurations. Les biais qui en résultent et la taille très variable des échantillons limitent évidemment la portée de cette comparaison.

Les variations observées entre les valeurs (obtenues par la formule $2(L1-L2)/(L1+L2)$) ne dépassent généralement pas 2—3 % sauf dans quelques cas particuliers, qui correspondent à des populations très éloignées géographiquement ou à forte différence de latitude ou encore insulaire (cas de *Oenanthe oenanthe* ou de *Troglodytes troglodytes*).

La variation observée chez la Gorgebleue à miroir blanc, de l'ordre de 9 %, représente donc en comparaison une différence très importante pour deux formes pratiquement indicernables phénotypiquement qui, considérée cette fois relativement à l'échelle européenne, sont très proches géographiquement l'une de l'autre.

Cette ampleur de variation laisse à penser que la séparation n'est pas récente. Mais les données historiques et archéologiques manquent totalement à ce jour sur le peuplement des Gorgebleues en Europe; cette espèce n'apparaît dans aucun résultat de fouille ou documents anciens (Audoin-Rouzeau, à paraître).

Pour expliquer la répartition actuelle, on pourrait tout d'abord avancer que la France a abrité par le passé une population de Gorgebleue uniformément répartie;

il y aurait eu isolement d'une population après disparition des reproducteurs du centre de la France. S'il est vrai que les milieux ont été très modifiés en Europe au cours des siècles, les habitats favorables à la Gorgebleue ne manquent actuellement pas dans le centre de la France (vallée de la Loire, régions d'étangs comme la Brenne . . .) et n'ont probablement jamais manqué depuis que la grande forêt primitive a disparu. Aucun cas avéré de reproduction n'y est cependant connu, contrairement à ce qui est présenté dans la première édition de l'atlas des oiseaux nicheurs de France (Yeatman 1976).

L'hypothèse inverse qui supposerait l'installation d'une population nouvelle ne peut être exclue: cette explication vaudrait aussi pour les quelques dizaines de couples de *L. s. svecica* qui se reproduisent entre 1000 et 2000 m dans les Alpes et en Bohème à plus de 2000 km de la population asiatique (voir Glutz von Blotzheim & Bauer 1988) ainsi que pour les Gorgebleues à miroir blanc des monts espagnols. L'hypothèse de la situation relictuelle reste plus plausible; seule une analyse de la dérive génétique permettrait de nous éclairer sur les origines de ces diverses populations.

Remerciements

Cette étude s'appuie sur des spécimens originaires des musées suivants: American Museum of Natural History (New York), Museum Alexander Koenig (Bonn), Zoologisches Museum (Berlin), Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (Leiden), Naturhistorisches Museum (Bern), Forschungsinstitut Senckenberg (Frankfurt/Main), Staatliches Museum für Naturkunde (Stuttgart), British Museum of Natural History (Tring), Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles). Je tiens à remercier MM et Mmes les Conservateurs de m'avoir aimablement consenti les prêts ainsi que C. Erard qui a relu ce travail.

Zusammenfassung

Die wesentlichen Brutgebiete des Weißsternigen Blaukehlchens (*Luscinia svecica cyanecula*) befinden sich in Europa, wo einige isolierte Populationen bekannt sind. Eine dieser Populationen dehnt sich auf einem schmalen Streifen an der französischen Atlantikküste aus und wurde durch Mayaud (1934) als Subspecies (*L. s. namnetum*) bezeichnet. Sie unterscheidet sich hauptsächlich durch ihre geringe Größe sowie durch ihr durch salzige Umgebung bedingtes Brutbiotop. Für Vaurie (1955, 1959) ist sie jedoch nur die extrem südwestliche Form einer europäischen klinalen Größenvariation. Gegenstand der vorliegenden Studie ist die Untersuchung bzw. Quantifizierung der Größenunterschiede zwischen beiden Formen. Herangezogen wurden 96 Bälge männlicher Vögel, deren geographische Herkunft bekannt ist; es wurden jeweils 7 Messungen vorgenommen. Die Ergebnisse einer multivariaten Analyse belegen einen Größenunterschied zwischen beiden Formen, der im Vergleich zu der festgestellten Variation anderer Populationen von „*cyanecula*" der untersuchten Exemplare sowie auch im Vergleich zu anderen polytypischen Spezies Europas sehr groß ist. Hingegen konnte eine Veränderung der Gestalt nicht nachgewiesen werden. Aufgrund der Größenunterschiede sowie der geographischen Absonderung dieser Vögel läßt sich die Subspezies „*namnetum*" durchaus nachweisen.

Résumé

La Gorgebleue à miroir blanc (*Luscinia svecica cyanecula*) se reproduit principalement en Europe où elle présente quelques populations isolées. L'une d'elle occupe une étroite bande le long de la côte atlantique française et a été décrite comme sous-espèce (*L. s. namnetum*) par Mayaud (1934), principalement du fait de sa petite taille et de son écologie particulière liée aux milieux saumâtres. Vaurie (1955, 1959) ne l'a cependant considérée que comme représentant l'extrémité sud-ouest d'un cline de taille en Europe. Cette étude vise à quantifier la différence de taille entre ces deux formes. Elle s'appuie sur 96 spécimens mâles conservés en peau, d'origine géographique connue; 7 mensurations ont été prises. Les résultats de l'analyse multivariée font apparaître un facteur de taille sur le premier axe qui montre que la différence de taille entre les deux formes est très importante en regard de la variation observée au sein des différentes populations de "*cyanecula*" de l'échantillon ainsi qu'en comparaison d'autres espèces polytypiques d'Europe. Aucune modification de forme n'a pu être mise en évidence. Compte tenu de cette différence de taille et de l'isolement géographique de ces oiseaux, il convient donc bien de reconnaître la sous-espèce *namnetum*.

Bibliographie

Audouin-Rouzeau, F. (à paraître): Hommes et animaux en Europe de l'antiquité aux temps modernes. Corpus de données archéozoologiques et historiques. Partie 1. — CRA-CNRS. 557 pp.

Bergman, C. (1847): Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. — Göttinger Studien 1: 595—708.

Cramp, S., ed. (1988): The birds of the western Palearctic. Vol V. Tyrant Flycatchers to Thrushes. — Oxford University Press, Oxford. 1063 pp.

Freeman, S. & W. M. Jackson (1990): Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. — Auk 107: 69—74.

Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 11/I Passeriformes (2. Teil). — Aula-Verlag, Wiesbaden. 727 pp.

Marion, L. (1977): A propos de la nidification de la Gorgebleue *Luscinia svecica* au Lac de Grand-Lieu. — Alauda 45: 257—263.

Mayaud, N. (1934): Description of a new Bluethroat. — Bull. B. O. C. 54: 179—180.

Mayaud, N. (1938): La Gorgebleue à miroir en France. — Alauda 10: 116—136 & 305—323.

Mayaud, N. (1939): La Gorgebleue à miroir en France. Addendum. — Alauda 11: 33—40.

Mayaud, N. (1958): La Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* en Europe. Evolution de ses populations. Zones d'hivernage. — Alauda 26: 290—301.

Rising, J. D. & K. M. Somers (1989): The measurement of overall body size in birds. — Auk 106: 666—674.

Svenson, L. (1970): Identification guide to European Passerines. — British Trust for Ornithology. Tring.

Vaurie, C. (1955): Systematic notes on Palearctic birds. No 14. — Am. Mus. Novit. 1731: 1—30.

Vaurie, C. (1959): The birds of the Palearctic fauna (vol 2.). — Witherby, Londres. 762 pp.

Yeatman, L. (1976): Atlas des Oiseaux nicheurs de France. — Société Ornithologique de France, Paris.

Zink, R. M. & J. V. Remsen Jr (1986): Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds — pp. 1—69 in: Johnson, R. F. (ed.): Current Ornithology. Vol. 4. Lawrence.

Dr. Eric Pasquet, Laboratoire de Zoologie, Mammifères & Oiseaux, M. N. H. N., 55 rue Buffon, F-75005 Paris.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 45—77	Bonn, Mai 1992

Zur Kenntnis der Gattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus* (Amphibia: Anura) aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art

Frank Glaw & Miguel Vences

Abstract. A report about distribution, biology, taxonomy and vocalization of the Malagasy anuran genera *Boophis*, *Aglyptodactylus* and *Mantidactylus* is given. A total of 33 species were found, 49 new localities are listed. Advertisement calls of 13 species and distress calls of *Mantidactylus grandidieri* and *M. ulcerosus* are described for the first time. Release calls could never be heard in the genus *Mantidactylus*. Eggs of *Boophis pauliani*, clutches of *Mantidactylus aglavei* and two other clutches, probably belonging to *M. webbi* and *M. lugubris*, were found. A new species of *Boophis* is described from Nosy Be. *Boophis leucomaculatus* is transferred to the genus *Mantidactylus*.

Key words. *Boophis*, *Mantidactylus*, *Aglyptodactylus*, ecology, taxonomy, distribution, bioacoustics, new species.

Einleitung

Die Zerstörung des madagassischen Regenwaldes schreitet mit dramatischer Geschwindigkeit voran. Neue Untersuchungen (Green & Sussman 1990) haben gezeigt, daß Madagaskar zwischen 1950 und 1985 rund die Hälfte seines Regenwaldes verloren hat. Wenn die Abholzung in diesem Ausmaß voranschreitet, ist absehbar, daß nur an steilen Hängen wenige Waldreste die nächsten 30 Jahre überleben werden. Durch diese starke Gefährdung des ohnehin kleinen, aber extrem artenreichen madagassischen Regenwaldes hat die Erfassung der Biodiversität neue Aktualität und Dringlichkeit erfahren. Die Kenntnis von Verbreitung und Ökologie liefert die zentrale Grundlage, um die Gefährdung der verschiedenen Arten abschätzen zu können.

Die ökologischen Grundlagenkenntnisse über die Amphibien von Madagaskar sind äußerst lückenhaft. Eine taxonomische Übersicht verfaßte Guibé (1978), umfassende Revisionen erfolgten durch Blommers-Schlösser (1979a, 1979b). Von dieser Autorin liegen auch die wesentlichen Beobachtungen zu Ökologie und Fortpflanzung der Frösche Madagaskars vor. Seit diesen Untersuchungen wurden praktisch keine Freilandstudien über Anuren Madagaskars veröffentlicht.

Diese Arbeit möchte einen Beitrag leisten, die vorhandene Wissenslücke zu schließen. Darüber hinaus soll durch Berücksichtigung von Paarungsrufen, Aktivität, Lebensweise und Lebendfärbung die bisher äußerst schwierige Bestimmung lebender Tiere erleichtert werden.

Neben den Familien der Microhyliden, Hyperoliiden und Raniden wird die madagassische Amphibienfauna im wesentlichen von den Rhacophoriden und Mantelliden geprägt. Wichtige afrikanische Anurenfamilien (Pipiden, Bufoniden), Blindwühlen und Schwanzlurche fehlen. Blommers-Schlösser & Blanc (1991) erkennen 133 Froscharten Madagaskars als valide an. Von zwei Ausnahmen abgesehen sind alle Arten endemisch.

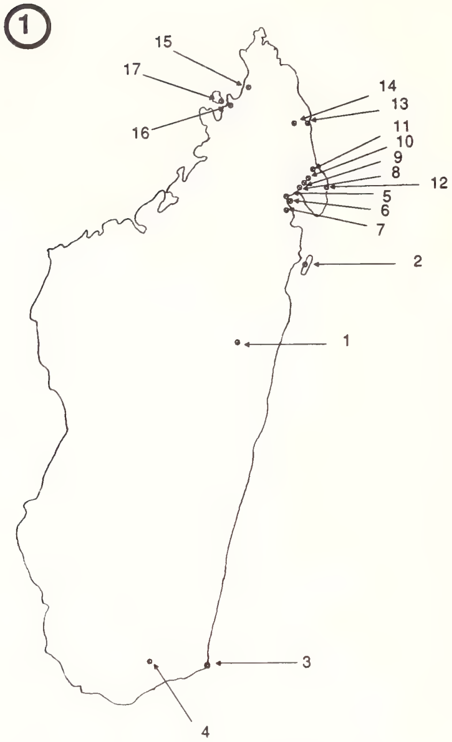


Abb. 1: Im Text erwähnte Fundorte. Erklärung der Nummern siehe Material & Methoden.

Material und Methoden

Die Freilanddaten wurden auf zwei Reisen (Oktober bis November 1987 und Februar bis April 1991) gesammelt.

Fundorte (vgl. Abb. 1): (1) Andasibe (= Perinet), (2) Nosy Boraha (= Insel Ste. Marie), (3) Bergkette nördlich von Fort Dauphin (SO-Madagaskar) bis Mandena, (4) Berenty-Park (westlich von Fort Dauphin), (5) Maroantsetra (Antongil-Bucht, NO-Madagaskar), (6) Nosy Mangabe (Insel bei Maroantsetra), (7) Voloina (südlich von Maroantsetra), (8) Navana (östlich von Maroantsetra), (9) Fizoana (= Foizana?!) (nordöstlich Maroantsetra), (10) Ampokafo (zwischen Maroantsetra und Antalaha), (11) Antalaha, (12) Sahafary (westlich von Ambohitralanana, NO-Madagaskar), (13) Sambava (NO-Madagaskar), (14) Andrakata (zwischen Sambava und Andapa), (15) Ambilobe (NW-Madagaskar), (16) Ambanja (NW-Madagaskar), (17) Nosy Be (NW-Madagaskar). Das Symbol [*] markiert bisher unbekannte Fundorte.

Rufe wurden mit dem Dictaphon Sony M 550-V aufgenommen, über einen Oszillographen in einen Computer eingelesen und mit den Programmen Sound-Analyzer und Dscope (entwickelt von Prof. W. Walkowiak, Köln) ausgewertet. Die Rufe werden nach Duellman & Trueb (1985) beschrieben. Dabei wird „call" mit „Ruf" und „note" mit „Laut" übersetzt. Die Rufe mancher Arten lassen jedoch eine eindeutige Unterteilung in die Kategorien Ruf, Laut und Puls nicht zu. Bei Unklarheiten sei auf das jeweilige Sonagramm, bzw. Oszillogramm verwiesen. Die Lautwiederholungsrate wird in Lauten pro Sekunde, die Rufwiederholungsrate in Rufen pro Minute angegeben. Die zeitliche Auflösung der Oszillogramme wurde unterschiedlich gewählt, um die charakteristischen Eigenschaften der Rufe optimal hervorzuheben.

Die Größe der Femoraldrüsen wird als maximale Länge x maximale Breite beschrieben (z. B. 8 x 3 mm). Die Ausdehnung der Schwimmhaut wird nach Blommers-Schlösser (1979a) angegeben: Die Zahl in Klammern gibt die schwimmhautfreien Phalangen, die Zahl vor der Klammer den jeweiligen Zeh an (i = innen, e = außen). „2i (1)" bedeutet „eine schwimmhautfreie Phalange an der Innenseite der zweiten Zehe". Färbungs- und morphologische Merkmale führen wir nur bei Arten auf, deren Lebendfärbung bislang nicht bekannt war, bei denen Bestimmungsprobleme auftraten oder die neu beschrieben werden. Die im Text verwendete Abkürzung „KRL" bedeutet „Kopf-Rumpf-Länge". Das gesammelte Material wurde im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn, deponiert. SMF steht als Akronym für das Senckenberg Museum, Frankfurt, BM für British Museum, London.

Von Blommers-Schlösser & Blanc (1991) wurden die zuvor als Raniden-Unterfamilie angesehenen Mantellinae in Familienrang erhoben und erstmals alle validen *Mantidactylus*- und *Boophis*-Spezies einer der bestehenden Artengruppen zugeordnet. Diese Einteilung wird im folgenden übernommen.

Ergebnisse und Diskussion

Gattung *Boophis* (Rhacophoridae)

Die Gattung *Boophis* wurde in 7 Artengruppen unterteilt. Es handelt sich zu einem großen Teil um waldbewohnende Baumfrösche, die sich in fließenden Gewässern fortpflanzen.

Boophis zeigt axillaren (in Ausnahmefällen lumbalen) Amplexus und unterscheidet sich von der verwandten asiatischen Gattung *Rhacophorus* unter anderem durch das Fehlen von Schaumnestern; *Boophis*-Eier sind von Gallerte umgeben und werden direkt ins Wasser abgelegt.

Boophis luteus-Artengruppe
(*B. luteus*, *B. albilabris*, *B. jaegeri* sp. n.)

Boophis luteus (Boulenger, 1882)
1 Männchen (ZFMK 52645) aus Fort Dauphin [*]; 1 Exemplar aus Andrakata (ZFMK 52646) [*]; Rufaufnahmen aus Andasibe.

Männchen riefen nachts, meist aus Vegetation in der Nähe von Bächen, manchmal auch auf Felsen an einem Gebirgsbach (Fort Dauphin) oder weiter vom Bach entfernt. Bei Fort Dauphin fingen wir ein Jungtier, das der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979b) entspricht. An diesem Fundort sahen wir Weibchen mit Eiern im Februar. Die Männchen riefen hier auch bei anhaltender Trockenheit.

Der Ruf (Abb. 2 bis 4) ist ein auf- und abschwellendes melodiöses Pfeifen, das mehrere Minuten lang ununterbrochen zu hören sein kann. Die Dauer des einzelnen Pfeiflautes beträgt 75 ms (Fort Dauphin, 25 ° C) bis 100 ms (Andasibe, 18 ° C), die Pause zwischen zwei Lauten 40 ms (Fort Dauphin) bis 90 ms (Andasibe). Die Lautwiederholungsrate beträgt 5,5/sec (Andasibe) bis 9,3/sec (Fort Dauphin). Die Frequenz liegt zwischen 3 und 3,5 kHz. Bei Umklammerung in der Lendengegend gaben die Männchen einzelne Pfeiftöne von sich.

Boophis albilabris (Boulenger, 1888)
Ein Exemplar saß nachts in der Nähe eines breiten Baches bei Andrakata in der Vegetation. Da weder Belegexemplar noch Photo vorliegen, ist die Diagnose nicht völlig sicher. Die starke Ausprägung der Schwimmhaut zwischen den Fingern und die große

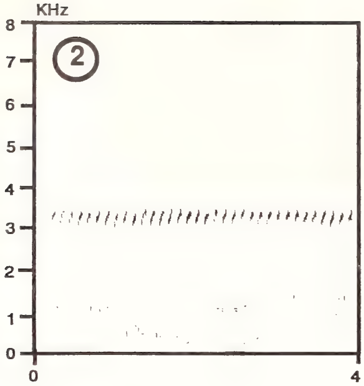


Abb. 2: Sonagramm *Boophis luteus*, Fort Dauphin.

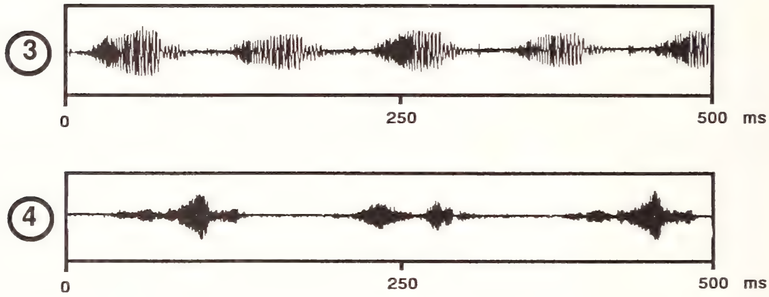


Abb. 3—4: Oszillogramme *Boophis luteus*, Fort Dauphin (3) und Andasibe (4).

KRL des gefundenen Tieres sind aber deutliche Merkmale von *Boophis albilabris*. Da diese Art bisher nur von der Terra typica (Ost-Imerina) bekannt ist, wäre dieser mehrere hundert Kilometer nördlichere Fundort von Bedeutung.

Boophis jaegeri sp. n. (Abb. 5)

Diagnose: Die grüne Färbung, die paarigen Kehlschallblasen und die weißen Kanten auf den Extremitäten weisen diese Art als Angehörigen der *Boophis luteus*-Gruppe aus. Die neue Art unterscheidet sich von *Boophis albilabris* durch die geringere Größe und die weniger stark ausgeprägten Schwimmhäute zwischen den Fingern. Von *B. luteus* läßt sich die Art auf den ersten Blick kaum unterscheiden, die Augen sind jedoch blau umrandet, die Iris hat außen keinen roten Ring und der Paarungsruf ist vollkommen verschieden. Unser Exemplar hat zudem eine geringere Körpergröße.

Derivatio nominis: Benannt nach Friedhelm Jaeger, Düsseldorf, der uns in den letzten Jahren bei verschiedenen herpetologischen Problemen bereitwillig half.

Holotypus: 1 Männchen (ZFMK 52569) aus der Umgebung von Andoany (= Hellville), Insel Nosy Be, NW-Madagaskar, leg. M. Vences & F. Glaw, 2. 4. 1991.

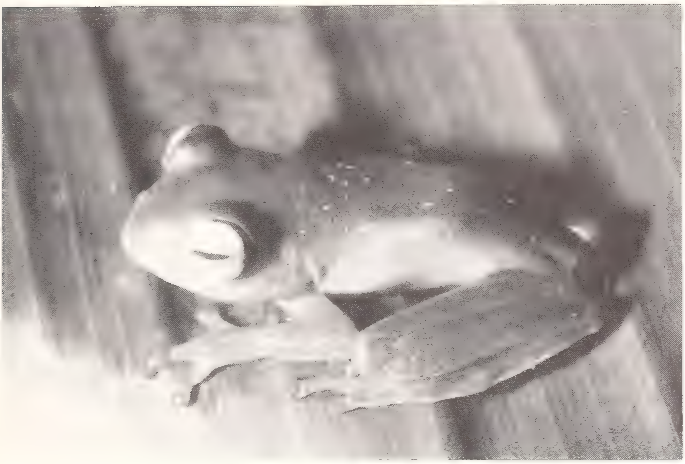


Abb. 5: Holotypus *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

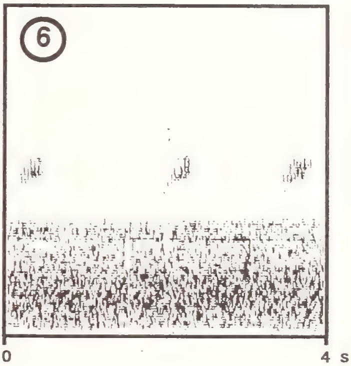


Abb. 6: Sonagramm *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

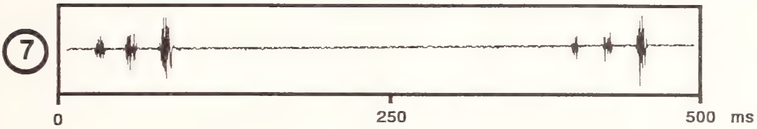


Abb. 7: Oszillogramm Abwehrruf *Boophis jaegeri* sp. n., Nosy Be.

Beschreibung: KRL 30,5 mm. Kopfbreite 12 mm, horizontaler Durchmesser des Auges 4,9 mm, horizontaler Durchmesser des Trommelfells 1,5 mm. Abstand zwischen Auge und Nasenloch 1,6 mm, zwischen Nasenloch und Schnauzenspitze 3,0 mm, Abstand zwischen den Nasenlöchern 4,3 mm. Fußlänge einschließlich Tarsus 21 mm, Handlänge 8,5 mm. Tibio-Tarsalgelenk erreicht knapp die Nasenlöcher. Vomerzähne vorhanden. Finger mit schwach ausgeprägter Schwimmhaut: 1 (1,5) 2i (1,5) 2e (0,5) 3i (2) 3e (1,25) 4 (1,5). Schwimmhaut zwischen den Zehen: 1 (0) 2i (0,5) 2e (0)

3i (0,5) 3e (0,25) 4i (0,75) 4e (0,75) 5 (0,25). Breite Fingerscheiben (Durchmesser 1,7 mm) und Zehenscheiben (Durchmesser 1,5 mm).

Grundfarbe der Oberseite in Alkohol zunächst gelb, später weiß. Im Leben dorsal grün mit sehr schwach abgesetzten dunkelgrünen Flecken und einzelnen weißen Punkten. Bauch dottergelb, Brustbereich bläulich, Kehle und Unterseiten der Extremitäten grünlich. Weiße Falten entlang der Bein- und Armseiten. Pupille schmutzigweiß, mit roten Farbelementen.

Der Ruf (Abb. 6, aufgenommen bei ca. 22 ° C) ist ein etwa 500 ms dauerndes grillenartiges Trillern von etwa 10 schnell aufeinanderfolgenden Lauten (Lautwiederholungsrate 25/sec.), deren Frequenz kontinuierlich ansteigt. Die Frequenz der ersten Laute liegt zwischen 3,5 und 4 kHz, die der letzten Laute zwischen 4 und 4,5 kHz. Rufwiederholungsrate variabel, etwa bei 40/min. Bei Umklammerung in der Lendengegend gab das Männchen Trillertöne von bis zu 5 Lauten ab (Abb.7).

Dieses und weitere Männchen riefen Ende März nachts an Bächen über 2 m hoch aus der Vegetation.

Während *Boophis luteus* — wie die meisten anderen *Boophis*-Arten — die flachen Küstenregionen zu meiden scheint, findet sich *Boophis jaegeri* praktisch auf Meereshöhe.

Boophis difficilis-Artengruppe
(*B. difficilis*, *B. majori*, *B. miniatus*)

Boophis difficilis (Boettger, 1892)

1 Männchen (ZFMK 52633) aus Andasibe.

Unser Exemplar entspricht nach Beschreibung und Abbildung den von Blommers-Schlösser (1979b) gesammelten Tieren vom gleichen Fundort. Männchen riefen im Februar nachts am Rand des Primärwalds an einem aufgestauten kleinen Bach und an einem Wassergraben entlang eines Bahndamms. Sie saßen etwa 1—2 m hoch in der Vegetation. Der Ruf (Abb. 8 bis 10, aufgenommen bei ca. 18 ° C) besteht aus einer Serie von geräuschhaften Lauten (10—15). Die Laute dauern 100—150 ms, die Pausen 120—200 ms. Lautwiederholungsrate ist 4,2/sec. Die Geräuschhaftigkeit der

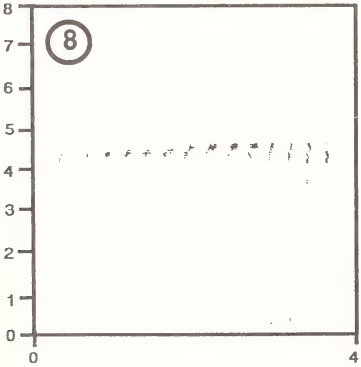


Abb. 8: Sonagramm *Boophis difficilis*, Andasibe.

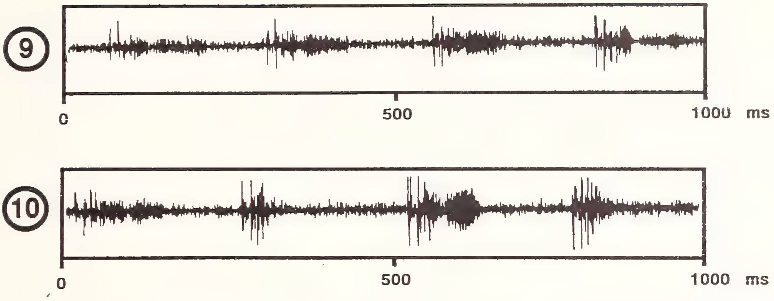


Abb. 9—10: Oszillogramme *Boophis difficilis*, Andasibe, Beginn der Rufserie (9) und Ende der Rufserie (10).

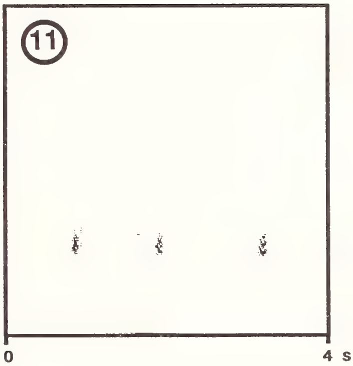


Abb. 11: Sonagramm *Boophis* cf. *miniatus*, Andasibe.

Laute nimmt kontinuierlich zum Ende des Rufes hin ab. Am Beginn jedes Lautes lassen sich 4—6 Einzelpulse erkennen. Die Frequenz liegt zwischen 4 und 5 kHz.

Boophis miniatus (Mocquard, 1902)
1 Männchen (ZFMK 52636) aus Andasibe, 2 Exemplare (ZFMK 52634 und 52635) aus Fort Dauphin [*].

Boophis miniatus wurde aus der weiteren Umgebung von Fort Dauphin beschrieben. Blommers-Schlösser (1979b) identifizierte bei Andasibe gesammelte Exemplare als diese Art. Alle drei von uns gefangenen Exemplare unterscheiden sich untereinander erheblich in Färbung und Zeichnung. Dennoch betrachten wir sie vorläufig als *Boophis miniatus*.

Ein rufendes Männchen saß nachts im Februar bei Andasibe in der Vegetation über einem schnellfließenden Waldbach. Nach dem Fang gab es einzelne geräuschhafte Laute (Dauer ca. 100 ms, 18 ° C) mit einer Wiederholungsrate von 1,67/sec ab (Abb. 11). Die gleichen Laute waren auch bei Umklammerung in der Lendengegend zu hören. Am Fundort konnten wir ähnliche Laute mit einer sehr viel geringeren Wiederholungsrate hören, sie aber nicht einwandfrei als den Ruf dieser Art identifizieren.

Boophis goudoti-Artengruppe
(*B. goudoti*, *B. madagascariensis*, *B. callichromus*, *B. hyloides*, *B. reticulatus*, *B. untersteini*, *B. rhodoscelis*)

Boophis goudoti Tschudi, 1838
Zwei Exemplare saßen mit *Boophis madagascariensis* vergesellschaftet an einem aufgestauten Bachlauf am Waldrand bei Andasibe.

Boophis madagascariensis (Peters, 1874)
1 Juv. (ZFMK 52648) aus Fort Dauphin [*]. Weiterer Fundort: Andasibe.

Diese Art fand sich in Andasibe an flachen und tieferen stehenden Gewässern oder langsam fließenden Bächen in und außerhalb des Primärwaldes. Die Frösche saßen nachts im Wasser oder am Rand der Tümpel versteckt in der flachen Vegetation. Ein Pärchen im axillaren Amplexus legte im Februar 405 dunkle Eier. Blommers-Schlösser (1979b) beobachtete bei dieser Art immer lumbalen Amplexus.

Dieselbe Autorin beschreibt den Ruf als ein lautes „Stöhnen" und zeigt ein Sonagramm. Unsere Aufnahmen stimmen mit ihren Angaben überein. Bei Fort Dauphin hörten wir den gleichen Ruf und fanden ein Jungtier, das der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979b) entspricht.

Bei Umklammerung mit den Fingern gaben die Männchen Abwehrlaute von sich, die dem normalen Ruf ähnelten.

Boophis untersteini (Ahl, 1928)
3 Männchen (ZFMK 52637—52639) aus Andasibe.

Die Männchen hatten eine Größe von 2,7—2,9 cm und riefen nachts im Februar aus der Vegetation (1,5—2 m hoch) an einem Bach im Primärwald. Der Rücken ist mehr oder weniger einfarbig braun, die Augen sind blau umrandet, die Iris ist außen rot und innen braun. Da wir unsere Exemplare nicht mit den Typusexemplaren verglichen haben, ist die Bestimmung nicht endgültig sicher.

Der Ruf (Abb. 12 bis 15, aufgenommen bei ca. 18 ° C) besteht aus zwei verschiedenen geräuschhaften Lauten. Typ 1: Dauer 130—150 ms, 10—19 Pulse, Typ 2: Dauer 30—50 ms, 4—6 Pulse, Pausen 70—110 ms, meist zu mehreren (bis 8) hintereinander in Serie. Frequenz beider Laute zwischen zwei und drei kHz. Mögliche Aufeinanderfolge der Laute: „1-2-2-2..", „2-2-2.." oder „1-1-1". Letztere Möglichkeit mit deutlich längeren Pausen.

Boophis tephraeomystax-Artengruppe
(*B. tephraeomystax*, *B. idae*, *B. granulosus*, *B. hillenii*, *B. opisthodon*, *B. microtis*)

Boophis tephraeomystax (Duméril, 1853)
1 Männchen (ZFMK 52650) aus Fort Dauphin [*], 1 Exemplar (ZFMK 52651) aus Ambanja [*], 1 Exemplar (ZFMK 52652) aus Andrakata [*]. Weitere Fundorte: Nosy Be, Sambava [*], Maroantsetra [*], Antalaha [*], Berenty-Park [*].

Männchen riefen nachts aus Reisfeldern und Sümpfen in der Küstenregion (Fort Dauphin, Sambava, Maroantsetra, Nosy Be). Die Rufe waren meist nach Regen zu hören, bei Fort Dauphin auch während längerer Trockenheit. Unsere Aufnahmen stimmen mit den Angaben von Blommers-Schlösser (1979b) überein. Der Ruf (Abb. 16 bis 19), aufgenommen bei 22—26 ° C) besteht aus einem kurzen, hohen Quieken.

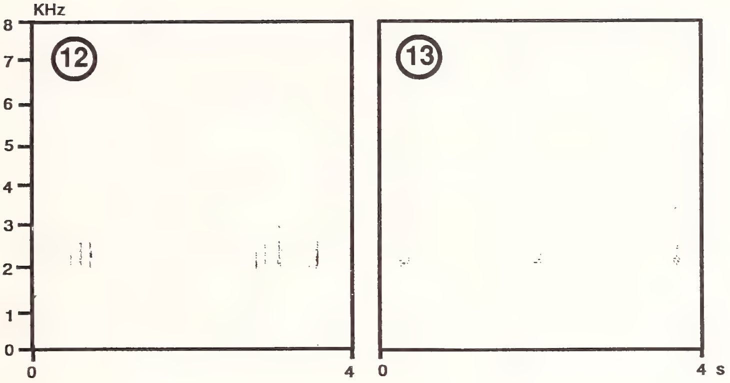


Abb. 12—13: Sonagramme *Boophis untersteini*, Andasibe, Lauttyp 2 (12) und Lauttyp 1 (13).

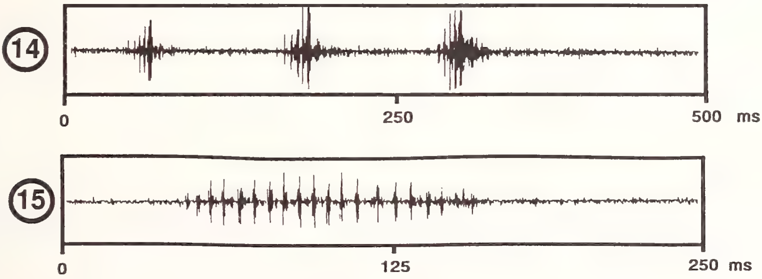


Abb. 14—15: Oszillogramme *Boophis untersteini*, Andasibe, Lauttyp 2 (14) und Lauttyp 1 (15).

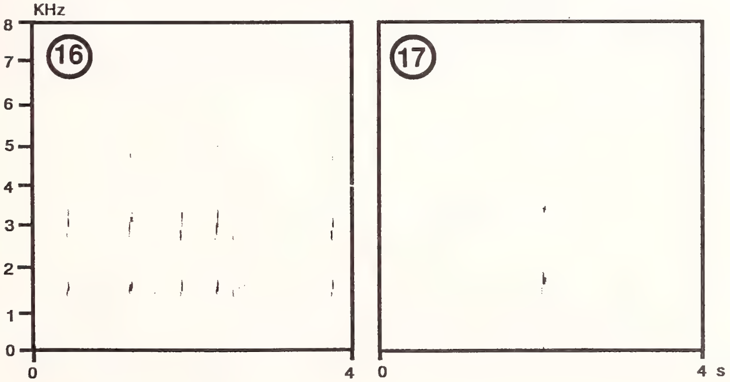


Abb. 16—17: Sonagramme *Boophis tephraeomystax*, Fort Dauphin, Rufserie (16) und Maroantsetra, Einzelruf (17).

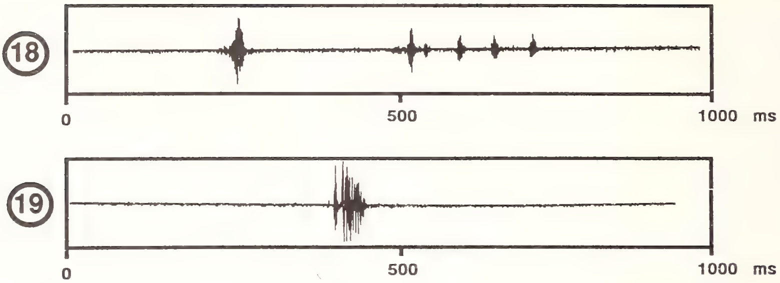


Abb. 18—19: Oszillogramme *Boophis tephraeomystax*, Fort Dauphin (18) und Maroantsetra (19).

Dauer ca. 60 ms. 2 Frequenzbanden, eine bei 1,5, die andere zwischen 2,75 und 3,5 kHz. Schwach motivierte Männchen (Maroantsetra) geben nur hin und wieder Einzelrufe ab, stärker motivierte (Fort Dauphin) rufen alle 300—600 ms. Gelegentlich können dazwischen klickernde Laute abgegeben werden.

Bei dem Tier aus Andrakata (KRL: 5,5 cm) ist das Trommelfell im Vergleich zum Augendurchmesser größer (Trommelfell : Auge = 4 mm : 6,5 mm gegenüber 2,5 mm : 6 mm bei dem Männchen aus Fort Dauphin). Zudem konnten wir an diesem Fundort keine *B. tephraeomystax*-Rufe hören. Andrakata liegt 40—50 km von der Küste entfernt; *B. tephraeomystax* ist, soweit bekannt, schwerpunktmäßig in der Küstenregion verbreitet.

Das Exemplar aus dem Berenty-Park, der in einer ausgesprochenen Trockenzone liegt, war nachts trotz extremer Trockenheit aktiv. Es wies im Gegensatz zu allen anderen Exemplaren sehr deutliche dunkelbraune Flecken auf dem Rücken auf.

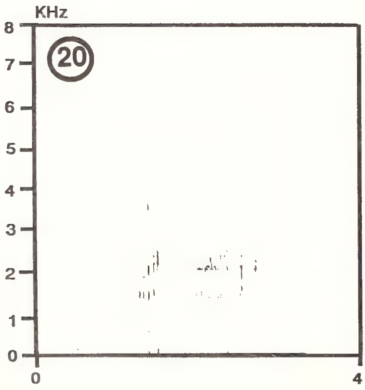


Abb. 20: Sonagramm *Boophis idae*, Andasibe, 4 „Klicks", gefolgt von einem „Rätschen" und 2 „Klicks".

(21)

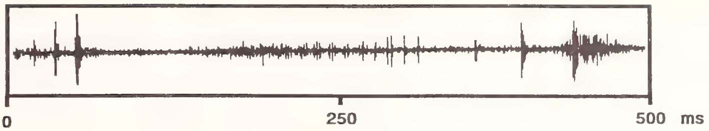


Abb. 21: Oszillogramm *Boophis idae*, Andasibe.

Boophis idae (Steindachner, 1867)
2 Exemplare (ZFMK 52640 und 52641) aus Andasibe.

Die Tiere riefen bei Nacht im Februar an stehendem Wasser im offenen Gelände. Der Ruf (Abb. 20 und 21) besteht aus 2 verschiedenen Lauten (Aufnahme bei ca. 18 ° C). Ein geräuschhaftes Rätschen von etwa 300 ms und ein melodiöses Klicken, von denen meist mehrere in Serie aufeinanderfolgen, von 20 ms Dauer. Ein Ruf ist oft aus einem Rätschen und mehreren Klicks zusammengesetzt: „1-2-2-2-2". Frequenz beider Laute zwischen 1,5 und 2,5 kHz.

Boophis opisthodon Boulenger, 1888)
Ein erwachsenes Exemplar am Waldrand, in einem Reisfeld auf Nosy Boraha. Dem Tier fehlten die von Blommers-Schlösser (1979b) beschriebenen dunklen Querstreifen auf den Schenkeln.

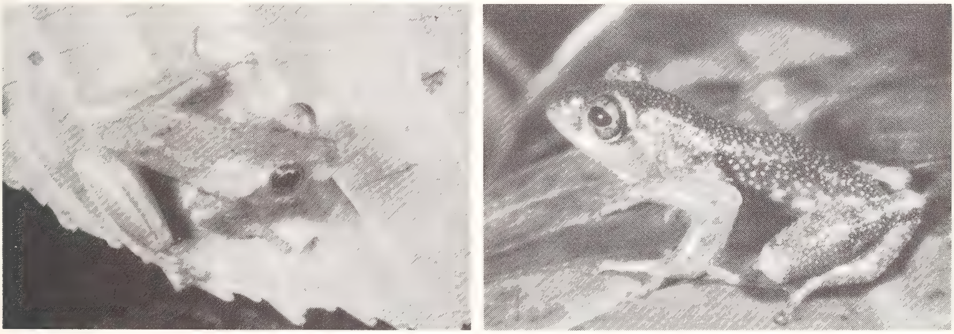


Abb. 22—23: *Boophis pauliani*, Andasibe, links Weibchen (22), rechts Männchen (23).

Boophis pauliani-Artengruppe
(Einzige Art: *B. pauliani*)

Boophis pauliani (Guibé, 1953)
1 Männchen (ZFMK 52642), 2 Weibchen (ZFMK 52643 und 52644) aus Andasibe.

Die einzige *Boophis*-Art ohne Vomerzähne. Die beobachteten Männchen (Abb. 23) waren grün mit runzeliger Haut, dickeren Unterarmen und verdicktem 1. Finger. Die Weibchen (Abb. 22) hatten glattere Haut und waren beige bis bräunlich gefärbt, manchmal mit großen gelben Flecken in der Schulterregion. Die konservierten Weibchen messen 2,0 bzw. 2,3 cm.

Wir fanden Paare im axillaren Amplexus im Februar nachts in stehendem Wasser im offenen Gelände. Im Gegensatz zu den meisten anderen Fröschen im gleichen Biotop (*Boophis idae*, *Mantidactylus blommersae*, *M. betsileanus*, *M. liber*, *Heterixalus betsileo*) schwammen sowohl die Paare als auch einzelne Männchen frei im Wasser und tauchten bei Beunruhigung sofort ab. Zwei Weibchen legten unbefruchtete Eier mit einem grünlichen und einem gelbbraunen Pol ab. Trotz der Fortpflanzungsaktivität waren keine Rufe zu hören. Blommers-Schlösser (1979b) erwähnt rufende Männchen in der Vegetation um ein stehendes Gewässer.

Gattung *Aglyptodactylus* (Rhacaphoridae)

Die monotypische Gattung *Aglyptodactylus* zeichnet sich durch Brunftschwielen und das Fehlen von Femoraldrüsen aus. Blommers-Schlösser (1979a) nahm *Aglyptodactylus* daher aus der Unterfamilie Mantellinae heraus und stellte sie zu den Rhacophoridae.

Aglyptodactylus madagascariensis (Duméril, 1853)
1 Exemplar (ZFMK 52682) aus Maroantsetra [*]. Weitere Fundorte: Andasibe, Fort Dauphin [*], Nosy Mangabe [*].

Wir entdeckten *Aglyptodactylus* sowohl im Primärwald (bevorzugt an lichteren Stellen) als auch in Sekundärvegetation. Ein Weibchen aus Fort Dauphin maß 9,2 cm KRL. Guibé (1978) gibt 7,2 cm KRL für diese Art an.

Gattung *Mantidactylus* (Mantellidae)

Die Sammelgattung *Mantidactylus* zeichnet sich durch das Vorhandensein von Femoraldrüsen auf der Oberschenkelunterseite und, soweit bekannt, durch das Fehlen eines echten Amplexus aus. Blommers-Schlösser (1979a) teilte die Gattung in 10 Artengruppen ein.

Die Artengruppen haben eine sehr unterschiedliche Lebensweise. Ihren Fortpflanzungsstrategien ist gemeinsam, daß die Eier nicht direkt ins Wasser gelegt werden. Einige der an Primärwald gebundenen Formen rufen unabhängig von Wasseransammlungen. Blommers-Schlösser (1979a) beobachtete bei einer dieser Arten, *Mantidactylus asper*, direkte Entwicklung. Andere Spezies sind Bach- bzw. Bachrandbewohner und legen ihre Eier an Felsen in der Spritzwasserzone oder in feuchte Verstecke am Ufer, pflanzen sich in wassergefüllten Blattachseln fort oder hängen ihre Gelege an Blätter über die Laichgewässer.

Nach unseren Beobachtungen gaben Männchen und Weibchen von *Mantidactylus* im Gegensatz zu *Boophis* bei Umklammerung keine Befreiungsrufe ab. Dies kann als eine weitere Bestätigung für das Fehlen eines echten Amplexus bei *Mantidactylus* interpretiert werden.

Weiterhin war auffällig, daß insbesondere bach- und bachrandbewohnende Arten, wie *Mantidactylus femoralis*, *M. microtympanum*, *M. opiparis* und *M. albofrenatus*, ähnlich wie für *Mantidactylus lugubris* beschrieben (s. u.), nach der Flucht ins offene Wasser sofort wieder ans Ufer schwammen und nur sehr selten untertauchten. Möglicherweise ist dieses Verhalten eine Anpassung an Prädation durch die sehr häufigen bachbewohnenden Krabben und Garnelen.

Mantidactylus guttulatus—Artengruppe
(*M. guttulatus, M. grandidieri, M. microtympanum*)

Mantidactylus grandidieri Mocquard, 1895
1 Juv. (ZFMK 52692) aus Fort Dauphin [*]; 1 Juv. (ZFMK 52691) aus Voloina [*]. Weitere Fundorte: Andasibe und Nosy Mangabe [*].

In Andasibe ließ sich diese Art in langsam fließenden Abschnitten eines Waldbaches nachweisen. Die Tiere saßen nachts im Wasser, tauchten bei Störung kurz ab und verkrochen sich unter Uferüberhänge, in einem Fall in eine 60 cm tiefe Höhle von 7—8 cm Durchmesser. Ein Exemplar erbrach nach dem Fang einen ca. 5 cm langen Regenwurm.

M. grandidieri von Nosy Mangabe sind im Vergleich zu den Andasibe-Tieren kleiner, haben rauhere Haut und einen breiteren Kopf. Sie waren nachts in großer Menge auf Felsen und im flachen Wasser von felsigen, schnellfließenden Bächen zu beobachten. Nur in Ausnahmefällen, bei sehr starkem Regen, entfernten sie sich etwas weiter (15 m) vom Bach.

Alle drei in Andasibe beobachteten Tiere wiesen einen Rückenstreifen auf. Auf Nosy Mangabe war unter gut 50 Exemplaren keines mit Rückenstreifen, bei Fort Dauphin ein gestreiftes Tier unter 5 ungestreiften.

Zwei Exemplare aus Fort Dauphin gaben beim Fang laute Schreckrufe (Abb. 24 und 25) mit offenem Mund ab. Diese Angstschreie (aufgenommen bei ca. 25 ° C) bestand aus über 100 Pulsen, dauerten bis zu 400 ms und beinhalteten (etwa 8) Obertöne. Die Frequenz lag zwischen 0 und 3,5 kHz.

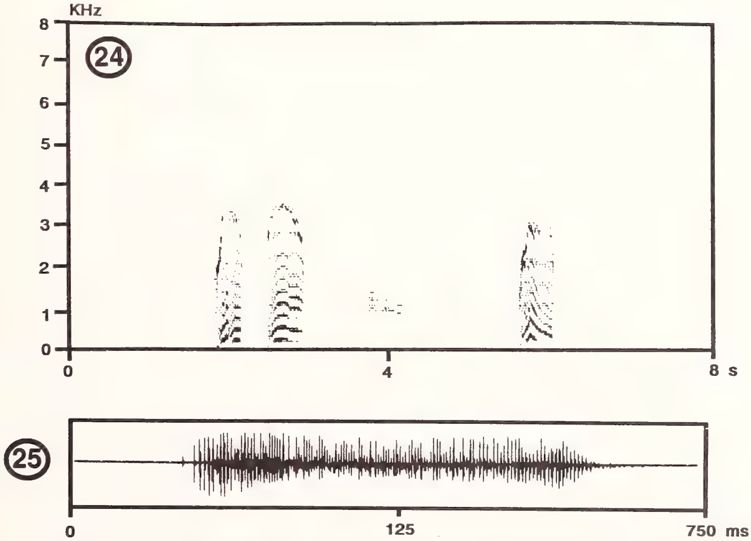


Abb. 24—25: Schreckruf *Mantidactylus grandidieri*, Fort Dauphin, Sonagramm (24) und Oszillogramm (25).

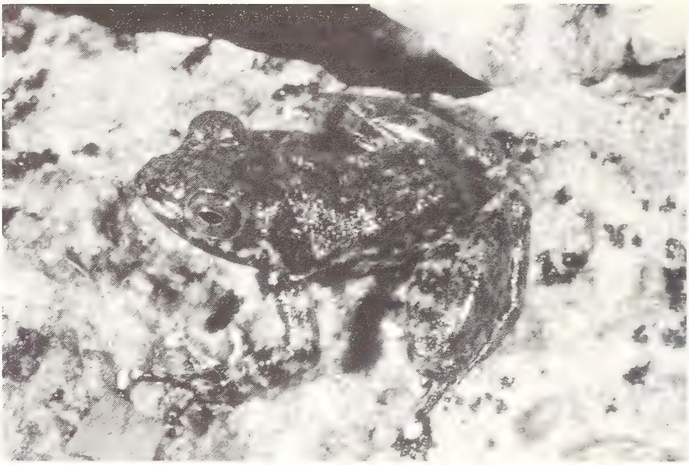


Abb. 26: *Mantidactylus microtympanum*, subadult, Fort Dauphin.

Mantidactylus microtympanum Angel, 1935
1 Exemplar (ZFMK 52690) aus Fort Dauphin [*].

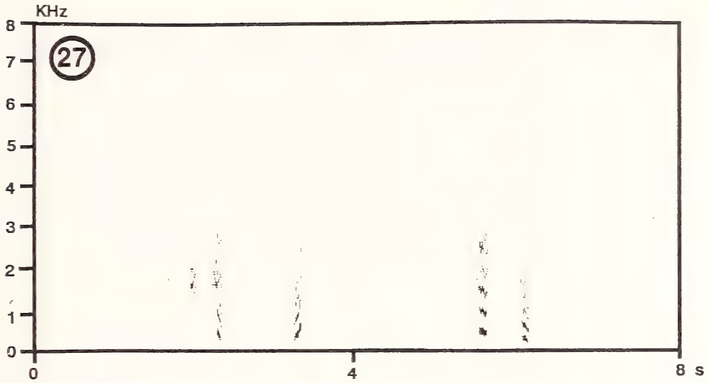
Die Färbung der von uns gefundenen Exemplare ist im Leben grün bis bräunlich, mit undeutlichen und unregelmäßigen dunklen Flecken und Mustern (Abb. 26). Die Unterseite ist weiß, mit wenig dunkler Zeichnung und zwei schwarzen, keilförmigen Flecken auf der Kehle. Die Fingerscheiben sind breit, das Trommelfell winzig und kaum zu erkennen.

Subadulte und Adulte dieser Art versteckten sich tagsüber in großen, dunklen Felshöhlen, befanden sich dagegen nachts in der Spritzwasserzone von felsigen Gebirgsbächen. Bei Gefahr flohen sie ins Wasser, tauchten aber nicht unter. *M. grandidieri* kam im selben Biotop an langsamer fließenden Stellen und in Seitentümpeln der Bäche vor.

Mantidactylus ulcerosus-Artengruppe
(*M. ulcerosus*, *M. betsileanus*, *M. curtus*, *M. biporus*, *M. alutus*, *M. ambohimitombi*, *M. madecassus*)

Mit Ausnahme von *M. biporus* halten wir eine eindeutige Determination der von uns gefundenen Arten der *M. ulcerosus*-Gruppe für äußerst problematisch. Die morphologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen sind sehr gering, und die Zeichnungsvariabilität ist groß.

Die Rufe, die beispielsweise bei der *M. argenteus*-Gruppe ein deutliches Unterscheidungsmerkmal liefern, sind bei der *M. ulcerosus*-Gruppe sehr ähnlich und variieren fast ausschließlich in solchen Parametern, die stark temperaturabhängig sind (Pulsrate, Rufdauer) und sich daher schlecht quantitativ vergleichen lassen. Die gefundenen Unterschiede beispielsweise zwischen den Rufen aus Andasibe und Fort Dauphin sind aber sicher nicht auf die Temperatur zurückzuführen: Die Pulsrate im kälteren Andasibe ist deutlich höher als im wärmeren Fort Dauphin.



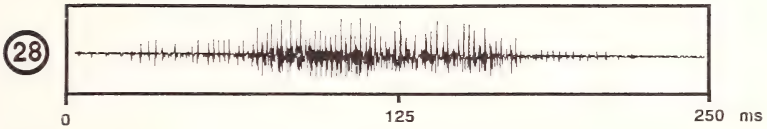


Abb. 27—28: Schreckruf *Mantidactylus ulcerosus*, Nosy Be, Sonagramm (27) und Oszillogramm (28).

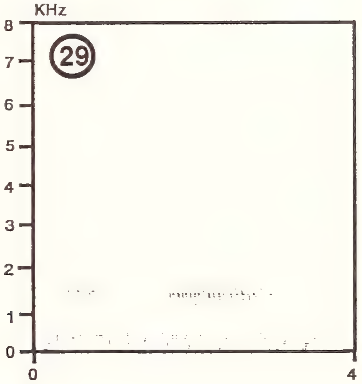


Abb. 29: Sonagramm Paarungsruf *Mantidactylus ulcerosus*-Komplex, Fort Dauphin.

Mantidactylus ulcerosus (Boettger, 1880) — Komplex
2 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52671—52673) aus Andasibe; 2 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52656—52558) aus Nosy Boraha [*]; 1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52669 und 52670) aus Ambilobe; 4 Exemplare (ZFMK 52659 und 52666—52668) aus Nosy Be; 3 Exemplare (ZFMK 52663—52665) aus Fort Dauphin [*]; 1 Männchen (ZFMK 52681) aus Maroantsetra; 3 Exemplare (ZFMK 52660—52662) aus Andrakata [*].

Das Material umfaßt *M. ulcerosus* (Fundorte in NW-Mad.) und wahrscheinlich *M. betsileanus* (Andasibe).

Die Frösche fanden sich sowohl im Wald als auch an Reisfeldern in Waldnähe, an Sümpfen usw. Sie lebten immer an schwach strömendem oder stehendem Gewässer (Pfützen in Bachnähe, langsam fließende Bachabschnitte). Bei Fort Dauphin war im

Tabelle 1: Ruf- und morphologische Parameter im *M. ulcerosus*-Komplex. GSF: Geschlecht des Exemplars, von dem die Schwimmhautformel angegeben wird. m = Männchen, w = Weibchen. FG: Tibio-Tarsalgelenk erreicht (ea), überragt (üa) Auge, erreicht Schnauzenspsitze (sp). FD: Femoraldrüse klein und deutlich (1), groß und deutlich (2), groß und undeutlich (3) oder doppelt (4). KRL von Männchen (M) und Weibchen (W). FT: Fuß länger Tibia (+), Fuß kürzer Tibia (—). Freq.: Ruffrequenz. Temp.: Temperatur, bei der die Rufe aufgenommen wurden. Serien: Rufe in Serien hintereinandergeschaltet (+) oder einzeln abgegeben (—).

		Schwimmhautformel										KRL								
	GSF	1	2i	2e	3i	3e	4i	4e	5	FG	FD	(M)	(W)	FT	Freq.	Pulse	Ruf-dauer	Puls-rate	Tem-per.	Serien
Andasibe	w	1	1.25	0.75	2	1.25	2.5	2	1	sp	1	2.6	3.2	—	1.5−1.8	120	1800 ms	67/s	18	—
Voloina	w	0.25	1.25	0.5	1.5	0.75	2	1.5	0.25	üa	2	4.1	3.0	(—)						
Nosy Boraha	w	0.75	1.25	0.25	1.5	0.5	2	2	0	üa	2	3.1	3.9	=		9−10	450 ms	22/s	22	+
Nosy Be	m	0.75	1	0.25	1.5	0.5	2	2	0.5	ea	4	3.5		+	1 −1.5		600 ms		22	+
Fort Dauphin	w	1	1	0.5	1.5	1	2	2	0.5	üa	1	2.7	3.7	=	1.5−1.8	60	1600 ms	38/s	25	—
Maroantsetra	m	0.5	1	0.25	1.25	0.25	1.75	1.75	0	üa	2	3.4		—						—
Ambilobe	w	0.5	1	0.25	2	0.5	2	2	0.5	ea	4	3.0	3.7	—						+
Andrakata	w	0	1	0.5	1	0.5	1.5	1	0	ea	3	4.0	4.1	=						

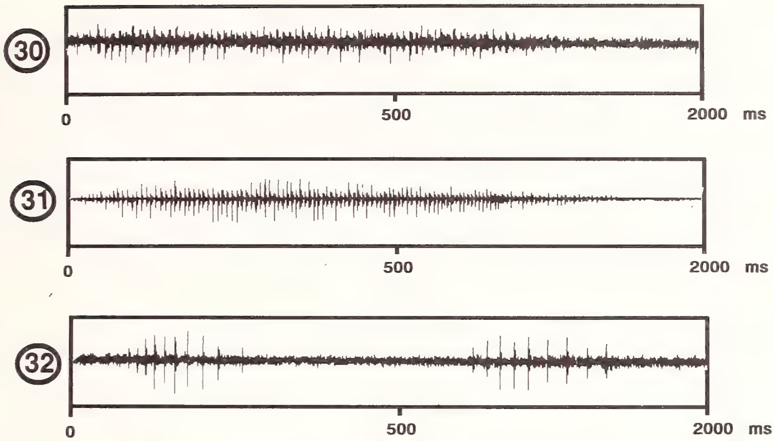


Abb. 30—32: Oszillogramme Paarungsruf *Mantidactylus ulcerosus*-Komplex, Fort Dauphin (30), Andasibe (31), und Nosy Boraha (32).

Februar ein Gelege im feuchten Kies unter einem Stein direkt am Rand eines kleinen Bachrandtümpels versteckt. Das Gelege stimmt weitgehend mit der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1979a) von *M. ulcerosus*- und *M. bestsileanus*-Gelegen überein.

Ein Weibchen aus Nosy Be gab beim Fang mit offenem Maul laute Schreckrufe ab (Abb. 27 und 28, Temperatur etwa 23 ° C). Sie bestehen aus etwa 70 Pulsen, dauern 100—150 ms und beinhalten mehrere (4) Obertöne. Die Frequenz liegt zwischen 0 und 3 kHz. Auch der fast ausschließlich nachts abgegebene Paarungsruf (Abb. 29 bis 32) setzt sich aus vielen Einzelpulsen zusammen. Genaue Rufparameter siehe Tabelle 1.

Mantidactylus biporus (Boulenger, 1889)
2 Exemplare (ZFMK 52674 und 52675) aus Andasibe; 5 Exemplare (ZFMK 52676—52680) aus Voloina [*].

Sehr kurze Beine, Tibio-Tarsalgelenk reicht zwischen Trommelfell und Auge. Typische weiße Flecken an Kopfseite und Flanken, bei Andasibe-Tieren schwach ausgeprägt. 1 Exemplar (Voloina) mit Mittellinie.

Schwimmhaut: Andasibe: 1 (1) 2i (1) 2e (0,5) 3i (1,25) 3e (1) 4i/e (2) 5 (0,25). Voloina: 1 (0,5) 2i (1) 2e (0,5) 3i (1,5) 3e (1) 4i/e (2) 5 (1).

Die Tiere (Abb. 33) hielten sich an Bächen auf, sowohl im intakten wie im degradierten Primärwald. Ein konserviertes Weibchen aus Voloina mit reifen Eiern mißt 2,6 cm KRL.

Mantidactylus lugubris-Artengruppe
(*M. lugubris*, *M. femoralis*, *M. majori*, *M. mocquardi*)

Mantidactylus lugubris (Duméril, 1853)
1 Männchen, 2 Weibchen und ein Juv. (ZFMK 52686—52689) aus Fort Dauphin [*].

Adulte und Jungtiere (ZFMK 52689: 12 mm KRL) ließen sich tagsüber wie nachts nur auf Felsen an schnellfließenden Gebirgsbächen beobachten. Meist saßen sie nur wenige Zentimeter über dem Wasserspiegel. Bei Gefahr flohen die Tiere zwar ins Wasser, schwammen aber panikartig schnell zum nächsten Felsen, wo sie wieder an Land kletterten. Nur eins von mehreren Hundert Exemplaren tauchte unter.

Ein Gelege, das an einem von schnellfließendem Wasser überspülten Felsen abgelegt war, enthielt ca. 120 schlupfreife zusammengekugelte Embryonen (Durchmesser ca. 2,5 mm). Der Durchmesser der Eier inklusive der festen Gallerte betrug 3,0 mm. Die Eier klebten nicht komplett zusammen, sondern waren mit anderen Eiern jeweils an einem kleinen Zipfel verbunden. Nach dem Abschaben des sehr fest am Felsen haftenden Geleges schlüpften sofort Kaulquappen von 8 mm Länge.

Neben dem sehr häufigen *M. lugubris* kamen an diesem Bachabschnitt außerdem (deutlich seltener) *M. femoralis*, *M. grandidieri* und *M. microtympanum* vor. *M. grandidieri* hat größere Eier (5 mm nach Blommers-Schlösser, 1979a), *M. femoralis* lebt an deutlich weniger schnellfließendem Wasser. Daher dürfte das beschriebene Gelege zu *M. lugubris* gehören.

Mantidactylus femoralis (Boulenger, 1882)

1 Exemplar (ZFMK 52683) aus Fort Dauphin [*], 1 Exemplar (ZFMK 52685) aus Voloina [*]. Weiterer Fundort: Andrakata [*].

Diese Art findet sich deutlich seltener als *M. lugubris* an schnellfließenden, steinigen Bächen. Häufiger war sie bei Fort Dauphin dort, wo die Bäche ins Flachland übergingen und deutlich sumpfiger und langsamfließender wurden. Hier saßen nachts viele *M. femoralis* am Bachufer und zum Teil auch ca. 50 cm über dem Boden in der Vegetation.

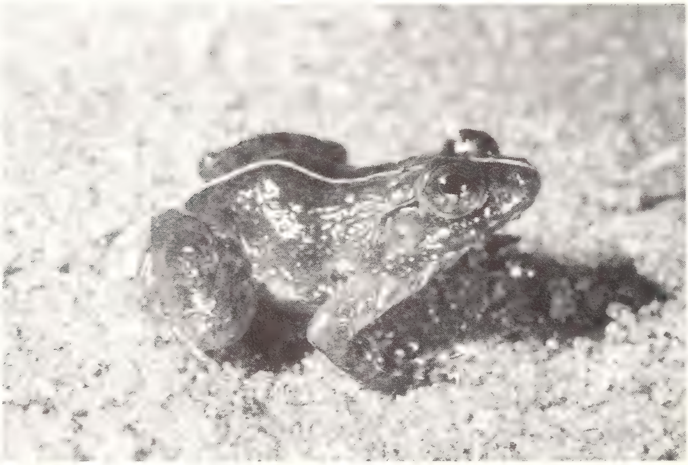


Abb. 33: *Mantidactylus biporus*, Voloina.

Mantidactylus albofrenatus-Artengruppe
(*M. albofrenatus*, *M. opiparis*, *M. aerumnalis*)

Mantidactylus albofrenatus (Müller, 1892)
1 Weibchen (ZFMK 52694) und drei weitere Exemplare (ZFMK 47210—47212) aus Nosy Mangabe [*]; 1 Exemplar (ZFMK 47213) aus Navana [*]; 7 Exemplare (ZFMK 47214—47220) aus Sahafary [*]; 1 Exemplar (ZFMK 52693) aus Voloina [*]. Weitere Fundorte Fizoana [*] und Ampokafo [*].

Tagsüber auf dem Primärwaldboden, immer an oder in der Nähe von Bächen.

Mantidactylus opiparis (Peracca, 1893)
1 Exemplar (ZFMK 52697) aus Andasibe; 2 Exemplare (ZFMK 52695 und 52696) aus Fort Dauphin.

Wie *M. albofrenatus* tagsüber auf dem Waldboden in der Nähe von Bächen.

Mantidactylus granulatus-Artengruppe
(*M. granulatus*, *M. asper*, *M. pliciferus*, *M. luteus*, *M. spiniferus*, *M. leucomaculatus* comb. nov.)

Mantidactylus leucomaculatus (Guibé, 1975) comb. nov. (Abb. 34)
2 Männchen: ZFMK 52706 aus Nosy Boraha [*] und ZFMK 52707 aus Nosy Mangabe.

Die gefundenen Exemplare lassen sich keiner beschriebenen *Mantidactylus*-Art zuordnen, stimmen jedoch mit der Beschreibung des einzig bekannten Exemplars von *Boophis leucomaculatus* aus Nosy Mangabe weitgehend überein. Auch ein Photo des weiblichen Holotypus zeigt große Ähnlichkeiten mit unseren Tieren. Unsere männlichen Exemplare besitzen deutliche Femoralsdrüsen und belegen daher die eindeutige Zugehörigkeit zur Gattung *Mantidactylus.*

M. leucomaculatus ist von *M. pliciferus* und *M. luteus* durch die fehlenden charakteristischen Rückenfalten, von *M. asper* und *M. spiniferus* durch die fehlenden „Spinulen" bzw. „Fransen" auf Kopf und Beinen zu unterscheiden. *M. granulatus* hat einen größeren inneren Metatarsaltuberkel und eine abweichende Färbung (helle Zügelstreifen). Während wir *M. leucomaculatus* nur im intakten Primärwald nachweisen konnten, lebt *M. granulatus* bei Andrakata in degradiertem Wald.

Da bisher noch kein Männchen dieser Art bekannt ist, beschreiben wir ein Exemplar genauer: Adultes Männchen (ZFMK 52706) aus Nosy Boraha. KRL 34,5 mm. Kopfbreite 12,0 mm, horizontaler Augendurchmesser 4,0 mm, horizontaler Durchmesser des deutlichen Trommelfells 2,0 mm. Paarige, schwarze Schallblasen. Abstand zwischen Auge und Nasenloch 4,0 mm, zwischen Nasenloch und Schnauzenspitze 2,7 mm, zwischen den Nasenlöchern 3,6 mm. Fußlänge einschließlich Tarsus 28 mm, Handlänge 10,5 mm. Äußere Metatarsen wenig verwachsen, kleiner innerer Metatarsaltuberkel. Tibio-Tarsalgelenk überragt Schnauzenspitze. Vomerzähne vorhanden. Finger ohne Schwimmhaut. Schwimmhaut an den Zehen 1 (0,5) 2i (1,5) 2e (0,5) 3i (1,5) 3e (0,5) 4i (2) 4e (1,75) 5 (0,5). Breite Finger- und Zehenscheiben. Deutliche Femoraldrüsen (7,0 : 2,2 mm).

Färbung: Rücken im Leben hellbraun, in Alkohol rotbraun. Flanken dunkel, durch Dorsolateralfalten scharf abgegrenzt. Schwarzer Strich zwischen den Augen. Auf

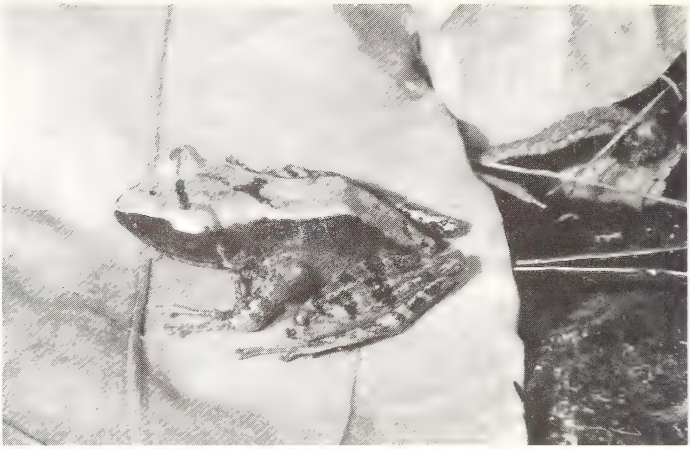


Abb. 34: *Mantidactylus leucomaculatus*, Nosy Boraha.

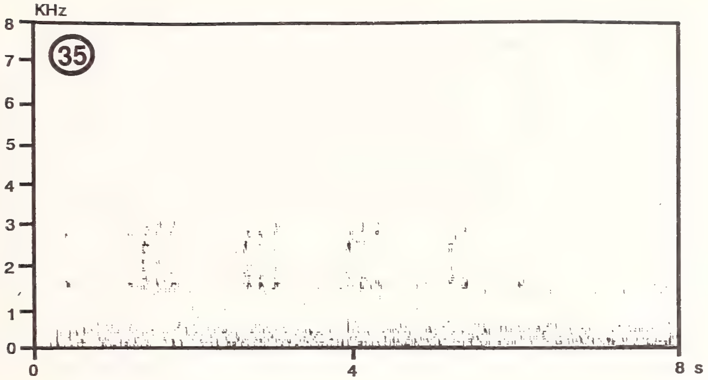
dem vorderen Teil des Rückens eine schwarze Y-förmige Zeichnung, deren Schenkel schräg nach hinten zeigen, die Dorsolateralfalten jedoch nicht erreichen, sowie einzelne dunkle Flecken auf dem hinteren Teil des Rückens.

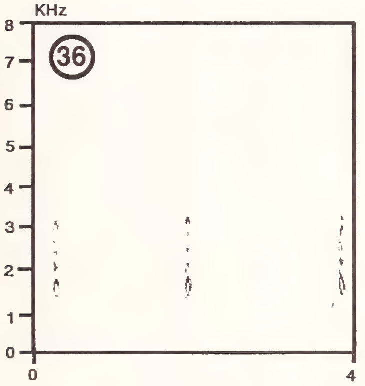
Kopfseiten dunkel, ohne markante helle Zeichnung und insofern abweichend von der *Boophis leucomaculatus*-Beschreibung. Kein Zügelstreifen, aber heller vertikaler Strich auf der Schnauzenspitze. Unterseite hell, mit vielen bräunlichen Sprenkeln. Kehle deutlich dunkler. Hinterbeine dunkel quergestreift.

Die Merkmale eines weiteren adulten Männchens (ZFMK 52707) aus Nosy Mangabe decken sich weitgehend mit den oben beschriebenen, die Zeichnung ist allerdings nicht so deutlich ausgeprägt. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (0,25) 3i (1,25) 3e (0,5) 4i/e (2) 5 (0,5). Ein Weibchen aus Nosy Mangabe war ebenfalls weitgehend übereinstimmend gezeichnet, hatte jedoch eine stark schwarz-weiß marmorierte Kehle, die an die Zeichnung des *leucomaculatus*-Holotypus erinnerte.

Folgende Merkmale aus der Beschreibung von *Boophis leucomaculatus* stimmen mit unseren oben beschriebenen Exemplaren überein: Fundort Nosy Mangabe; Vomerzähne vorhanden; Nasenlöcher näher an der Schnauzenspitze als am Auge; Abstand Auge—Nasenloch gleich Augendurchmesser; Trommelfell deutlich, ca. ³⁄₅ des Augendurchmessers; innerer Metatarsaltuberkel klein; äußere Metatarsen nicht verwachsen; Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (1) 3i (2) 3e (1) 4i/e (2) 5 (1); Tibio-Tarsalgelenk überragt die Schnauzenspitze; Haut glatt; Färbung und Zeichnung nach Guibé (1978): „Dessus de la tête et région dorsale médiane grise, une barre sombre entre les yeux, un chevron ouvert vers l'arrière sur la région scapulaire. Côtes du corps brunâtres." Die Art war auf Nosy Boraha und Nosy Mangabe ausschließlich im Primärwald zu finden. Im März riefen Männchen nachts, oft vergesellschaftet mit *M. luteus*, von deutlich höheren Warten als dieser (2—3 m). Rufende Männchen waren nicht am Bach konzentriert.

Der Ruf (Abb. 35 bis 37, aufgenommen bei ca. 22 °C) besteht aus 1—4 geräuschhaften Lauten von 80 ms, mit Pausen zwischen den Lauten von 50—100 ms. Lautwiederholungsrate 0,62—1,0/sec. Frequenz zwischen 1,5 und 3,5 kHz.





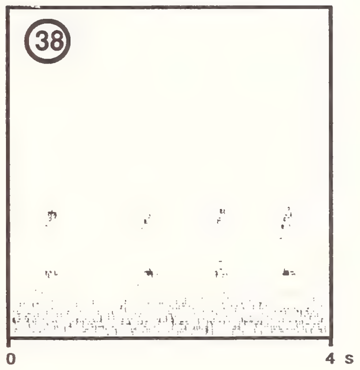
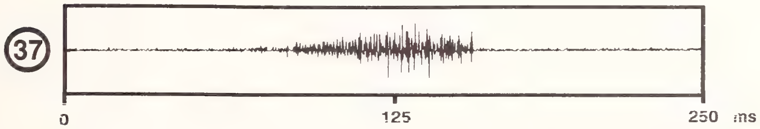


Abb. 35—37: *Mantidactylus leucomaculatus*, Nosy Boraha, Sonagramm einer Rufserie (35), eines Einzelrufs (36); Oszillogramm (37).



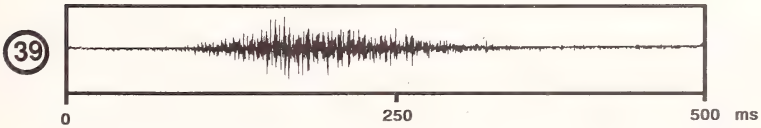


Abb. 38—39: *Mantidactylus granulatus*, Andrakata, Sonagramm (38) und Oszillogramm (39).

Mantidactylus granulatus (Boettger, 1881)
3 Männchen (ZFMK 52708—52710) aus Andrakata [*].

Der Holotypus von *M. granulatus* aus dem SMF (Weibchen) weist folgende Merkmalskombination auf: KRL 42,5 mm, innerer Metatarsaltuberkel mittelgroß (1,5 mm lang, 0,5 mm hoch), äußere Metatarsen vollständig getrennt, Tibio-Tarsalgelenk überragt weit (5 mm) die Schnauzenspitze, Schwimmhaut 1 (1), 2i (1) 2e (0,25), 3i (1,25), 3e (0,5), 4i/e (1,75), 5 (0). Deutlicher breiter, weißer Zügelstreifen entlang des Oberkieferrandes.

Unsere in Andrakata gesammelten Exemplare stimmen weitgehend mit dieser Beschreibung überein. Der innere Metatarsaltuberkel ist größer, der Kopf ist schmaler und spitzer. Ein winziger Fersensporn ist vorhanden. Der Rücken ist hellbraun, zwischen Dorsal- und (dunkler) Lateralfärbung besteht eine scharfe Trennung. Weiße Zügelstreifen sind vorhanden. Paarige dunkle Schallblasen. Das Tibio-Tarsalgelenk erreicht bzw. überragt die Schnauzenspitze. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,25) 2e (0,5) 3i (1,75) 3e (0,75) 4i/e (2) 5 (0,25). Die äußeren Metatarsen sind teilweise miteinander verbunden.

Die Männchen riefen nachts im degradierten Wald von verschieden hohen Warten (0,5—2 m über dem Boden). Der Ruf (Abb. 38 und 39) besteht aus einzelnen krächzenden Lauten und ist dem von *Mantidactylus leucomaculatus* ähnlich. Lautdauer (bei ca. 22 ° C) 230 ms, Lautwiederholungsrate ca. 1/sec, 2 Frequenzbanden, eine bei 1,5, die andere bei 3,5 kHz.

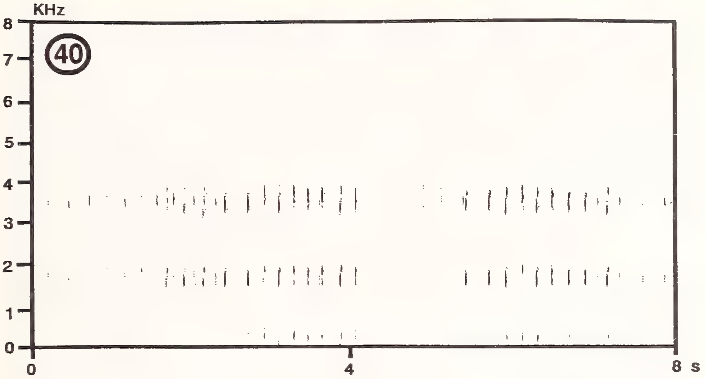
Mantidactylus luteus Methuen & Hewitt, 1913
5 Exemplare (ZFMK 47222 und 52711—52714) aus Nosy Boraha [*]; 1 Exemplar (ZFMK 52715) aus Nosy Mangabe [*], weiterer Fundort Navana [*].

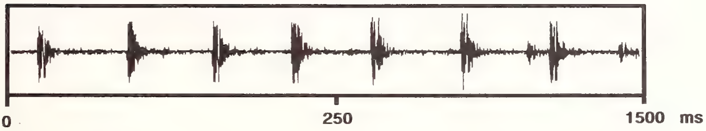
Unsere Tiere ähneln stark den Syntypen von *Mantidactylus pliciferus* (BM: 82.3.16.57—59). Diese Art soll allerdings weniger ausgeprägte Schwimmhäute haben und in den Bergregionen verbreitet sein (Guibé 1978).

Merkmale unserer Exemplare: Äußere Metatarsen nicht verwachsen. Charakteristische Falten auf dem Rücken. Innerer Metatarsaltuberkel klein. Paarige subgulare schwarze Schallblasen. Schwimmhaut (Nosy Boraha): 1 (1) 2i (1¼) 2e (¼) 3i (1¼) 3e (0) 4i/e (1¾) 5 (0).

Primärwaldbewohner. Tagsüber waren häufig Weibchen und Jungtiere auf dem Waldboden zu finden. Nachts riefen Männchen im März von Blättern etwa 1—1,5 m über dem Boden, oft weit vom Wasser entfernt, nicht an Bächen oder Tümpeln konzentriert. Die Rufe ähneln denen von *M. boulengeri*, mit dem *M. luteus* oft vergesellschaftet ist. *M. boulengeri* ruft aber meist nur tagsüber.

Der Ruf (Abb. 40 bis 42, aufgenommen bei ca. 22 ° C) besteht aus 6—13 melodiösen Lauten (n = 5) von durchschnittlich 51 ms (44—59, n = 8). Pause zwischen den Lauten 156 ms (127—236, n = 7), Lautwiederholungsrate 4—5,3 sec. Bei Wechselrufen mit anderen Männchen können die Pausen länger sein. 2 Frequenzbanden, eine zwischen 1,5 und 2 kHz und eine zwischen 3 und 4 kHz.


㊵

㊶


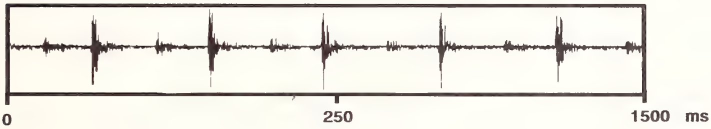
㊷


Abb. 40—42: *Mantidactylus luteus*, Nosy Boraha, Sonagramm (40), Oszillogramm (41); zwei Männchen im Wechselruf (42).

Mantidactylus redimitus-Artengruppe
(*M. redimitus*, *M. boulengeri*, *M. decaryi*, *M. webbi*, *M. klemmeri*, *M. pseudoasper*, *M. eiselti*)

Unterscheidungsmerkmale zwischen *redimitus*- und *granulatus*-Gruppe sind die bei ersterer verwachsenen Metatarsen und die unterschiedliche Lebensweise der Adulten: „arboricole" bei der *granulatus*-Gruppe und „scansoriel" bei der *redimitus*-Gruppe (Blommers-Schlösser & Blanc 1991).

Gemeinsame Merkmale der Vertreter der *M. redimitus*- und der *M. granulatus*-Gruppe sind die paarigen schwarzen Kehlschallblasen und die vom Wasser unabhängige Lebensweise (Ausnahme: *M. webbi*, s. u.).

M. redimitus fügt sich in dieses Schema nicht eindeutig ein. Die nachtaktive Lebensweise und die erhöhten Rufwarten in der Vegetation stellen die Art zur *M. granulatus*-Gruppe, die verwachsenen äußeren Metatarsen dagegen zu der nach ihr benannten *M. redimitus*-Gruppe. Die nach unseren Beobachtungen einfache helle Kehlschallblase und die Konzentrationen rufender Männchen in der Nähe von Bächen grenzen die Art dagegen von den übrigen Vertretern beider Gruppen ab.

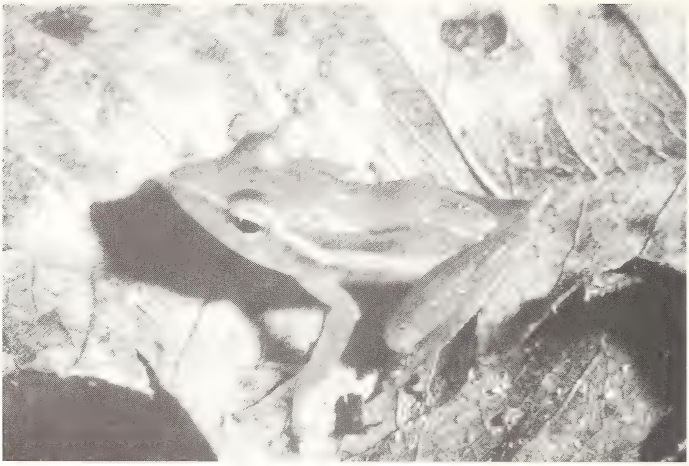


Abb. 43: *Mantidactylus redimitus*, Jungtier, Nosy Mangabe.

Zukünftige Untersuchungen müssen zeigen, ob sich die Vertreter von *granulatus*- und *redimitus*-Gruppe tatsächlich in zwei homogene Artengruppen einteilen lassen, und ob *M. redimitus* in eine dieser Gruppen eingeordnet werden kann.

Mantidactylus redimitus (Boulenger, 1889)
1 Exemplar (ZFMK 47221) und 2 Männchen (ZFMK 52704 und 52705) aus Nosy Boraha [*]; 1 Juv. (ZFMK 52716) aus Nosy Mangabe [*], sowie 2 abweichende Männchen aus Andasibe (ZFMK 52702 und 52703).

Merkmale der 2 Männchen aus Nosy Boraha: KRL 4,2 und 4,3 cm. Großer innerer Metatarsaltuberkel. Tibio-Tarsalgelenk überragt gerade das Auge. Eine große subgulare Schallblase. Haut körnig, keine markante Zeichnung auf dem Rücken. Femoraldrüsen groß, übereinstimmend 8 x 3 mm. Kehle mit deutlichen hellen Mittelstreifen, kleine Dornen auf den Augen. Zwei schwach ausgeprägte schwarze Tuberkel zwischen den Augen. Ein verwaschenes, helles Band zwischen Auge und Oberkieferrand. Vomerzähne vorhanden. Schwimmhaut: 1 (1) 2i (1¼) 2e (¾) 3i (2) 3e (1) 4i/e (2) 5 (½). Diese Beschreibung entspricht dem von uns untersuchten Holotypus von *M. redimitus* (BM 1947.2.26.55) und drei weiteren Exemplaren aus Sahembendrana (BM 92.3.7.39—41).

ZFMK 52705 und das Jungtier von Nosy Mangabe (Abb. 43) zeigen gelbe Lateralbänder, die sich über den Augenrand und die Nasenlöcher bis zur Schnauzenspitze fortsetzen.

Auf Nosy Boraha riefen Männchen im März aus der Vegetation, in 1—2 m Höhe, nachts im Primärwald in Bachnähe. Der Ruf (Abb. 44) ähnelt dem der Tiere aus Andasibe. Die Lautwiederholungsrate beträgt vermutlich wegen der höheren Aufnahmetemperatur (23 ° C) 2,5/sec.

Merkmale der beiden Männchen aus Andasibe (Abb. 45): ZFMK 52703: KRL 3,9 cm; horizontaler Augendurchmesser 4 mm, horizontaler Durchmesser des Trommelfells 1,4 mm. Großer innerer Metatarsaltuberkel (Länge 1,5 mm, Höhe 0,8 mm).

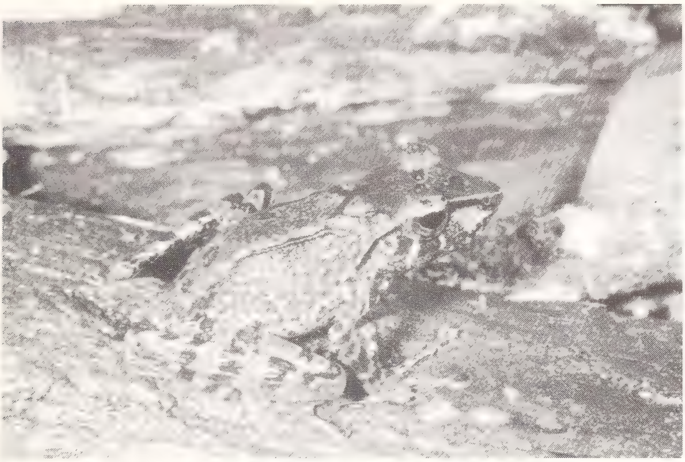


Abb. 45: *Mantidactylus redimitus*, Andasibe.

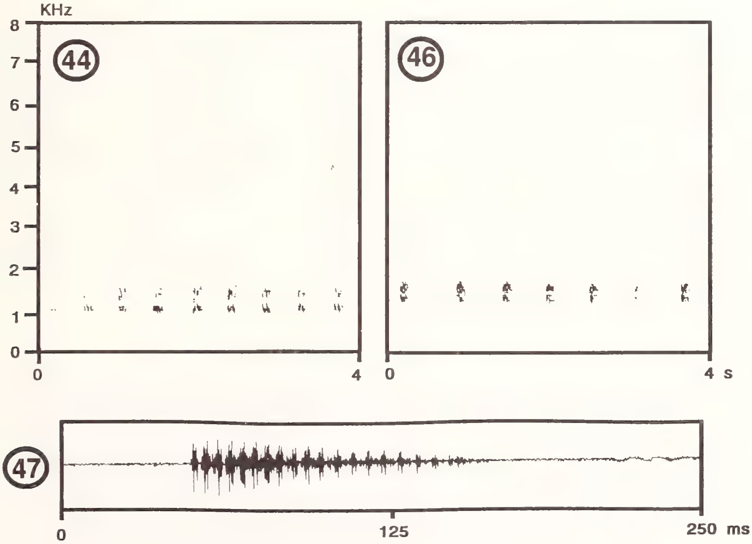


Abb. 44, 46, 47: Sonagramme und Oszillogramm von *Mantidactylus redimitus*, Nosy Boraha (44) und Andasibe (46, 47).

Tibio-Tarsalgelenk überragt Schnauzenspitze. Femoraldrüsen klein (5 x 1,5 mm). Kleiner Tuberkel am Tibio-Tarsalgelenk. Zwei deutliche schwarze punktförmige Tuberkel zwischen den Augen, deutliche Dornen auf den Augen. Eine große Kehlschallblase, die nach dem Rufen zu einem labberigen Sack kollabierte. Haut glatt, Rücken grau, Unterseite schmutzigweiß mit undeutlicher, dunklerer Sprenkelung. Beine dunkel quergestreift. Kehle dunkel, mit schwach ausgeprägtem hellen Mittelstreifen. Zwei weißliche, deutliche Bänder laufen vom Auge zum Oberkieferrand.

Vomerzähne vorhanden. Schwimmhaut 1 (1) 2i (1,5) 2e (1) 3i (2,25) 3e (1) 4i/e (2,5) 5 (1). ZFMK 52702: KRL 3,7 cm; Morphologie und Zeichnung entsprechen im wesentlichen dem Exemplar ZFMK 52703. Eine dunkle, Y-artige, nach hinten offene Zeichnung auf dem Vorderrücken, die sich bis zum Dorsolateralrand hinzieht.

Die rufenden Männchen aus Andasibe saßen an einem Hang etwa 20 m vom Bach entfernt ca. 1,5 m hoch in der Vegetation im Primärwald. Der Ruf (Abb. 46 und 47, Aufnahme im Februar bei ca. 18 °C) besteht aus vielen in Serie abgegebenen geräuschhaften Lauten von 95—112 ms (n = 6). Pausen zwischen den Lauten 400—600 ms. Lautwiederholungsrate 1,67/sec. Ein Laut besteht aus 18—20 Pulsen. Die Intensität ist bei den ersten Pulsen am höchsten und nimmt dann kontinuierlich ab. Frequenz 1—2 kHz.

Die Tiere aus Andasibe unterscheiden sich von denen der Ostküste folgendermaßen: Schwarze Tuberkel zwischen und Dornen auf den Augen stärker ausgeprägt; weiße Bänder zwischen Auge und Oberkieferrand deutlicher; Femoraldrüsen erheblich kleiner; Y-artige Zeichnung auf dem Rücken; Dorsolateralrand deutlicher; Rückenhaut glatter; längere Hinterbeine; geringere Körpergröße.

Mantidactylus boulengeri (Abb. 48)
1 Männchen (ZFMK 52721) aus Andasibe; 2 Männchen und 2 Weibchen (ZFMK 52717—52720) aus Fort Dauphin [*]; 1 Männchen (ZFMK 52722) aus Nosy Boraha [*]; 1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52723 und 52724) aus Nosy Mangabe [*].

Die Unterscheidung der zwei Arten *M. boulengeri* und *M. decaryi* ist sehr schwierig. Bei *M. decaryi* überragt das Tibio-Tarsalgelenk die Schnauzenspitze, während alle unsere Exemplare kürzere Hinterbeine aufweisen. Vomerzähne sind vorhanden (allerdings unterschiedlich schwach ausgeprägt).

Typisches Kennzeichen im Leben ist die trocken aussehende Haut. Es gibt diverse Zeichnungsvarianten.

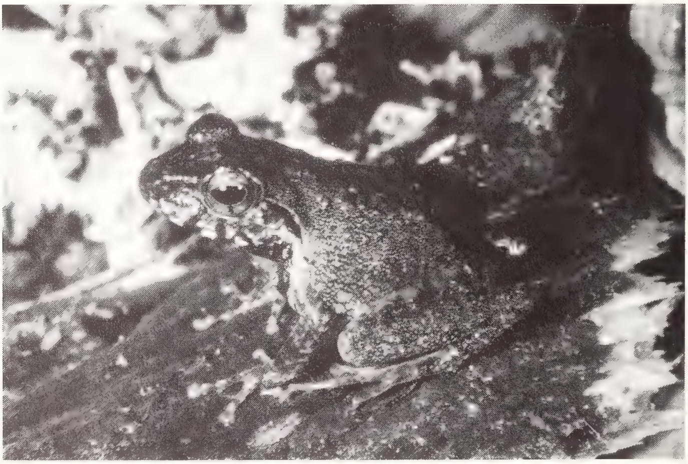


Abb. 48: *Mantidactylus boulengeri*, Andasibe.

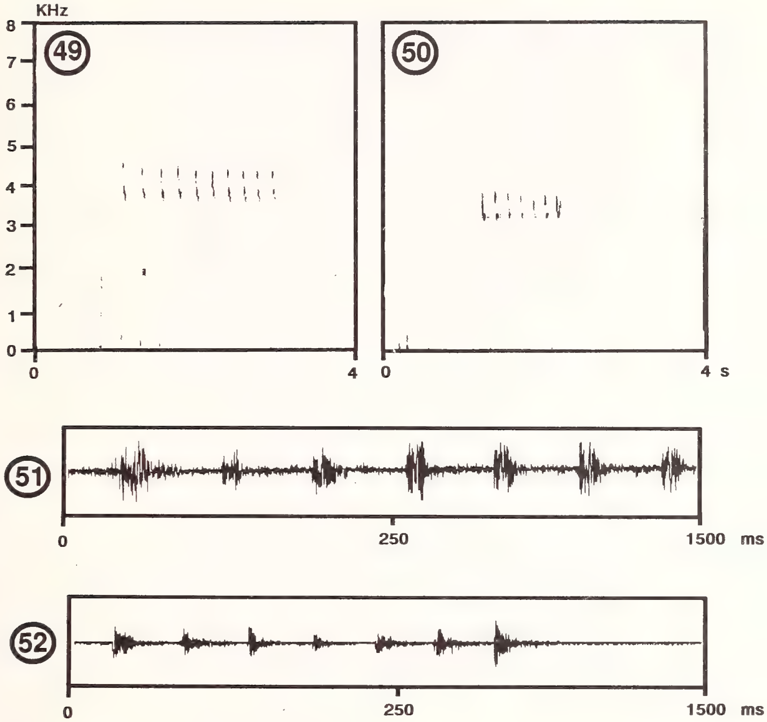


Abb. 49—52: Sonagramme und Oszillogramme von *Mantidactylus boulengeri*, Andasibe (49, 51) und Nosy Mangabe (50, 52).

Tagsüber auf dem Boden im Wald. Die Rufe hörten wir im Februar und März sowohl aus intaktem (Nosy Mangabe, Nosy Boraha) und degradiertem Primärwald (Voloina, Fort Dauphin) wie aus dichtem Eucalyptus-Wald (Andasibe). Sie werden überwiegend tagsüber vom Boden aus abgegeben, ohne intraspezifische Koordination in Form von Wechselrufen und ohne Konzentration in der Nähe von Wasser. Der Ruf (Abb. 49 bis 52) besteht aus einer Serie von melodiösen Lauten von 50—90 ms (Nosy Mangabe, 22 ° C) bis 50—150 ms (Andasibe, 18 ° C). Die Pausen zwischen den Lauten betrugen 30—60 ms (Nosy Mangabe) bis 80—130 ms (Andasibe). Laute pro Ruf: 7 (Nosy Mangabe) bis 20 (Fort Dauphin, 25 ° C). Lautwiederholungsrate 4,67—5,0/sec (Andasibe), 7,5/sec (Nosy Mangabe) und 8,33/sec (Fort Dauphin). Frequenz 3,5—4,5 kHz. Die Pausen zwischen den einzelnen Rufen sind äußerst unterschiedlich, von 10 Sekunden bis mehrere Minuten.

Mantidactylus webbi (Grandison, 1953)
1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52725 und 52726) aus Nosy Mangabe. Weitere Fundorte: Voloina [*] und Navana [*].

Färbung im Leben grünlich mit unregelmäßigen dunklen Flecken. Männchen mit

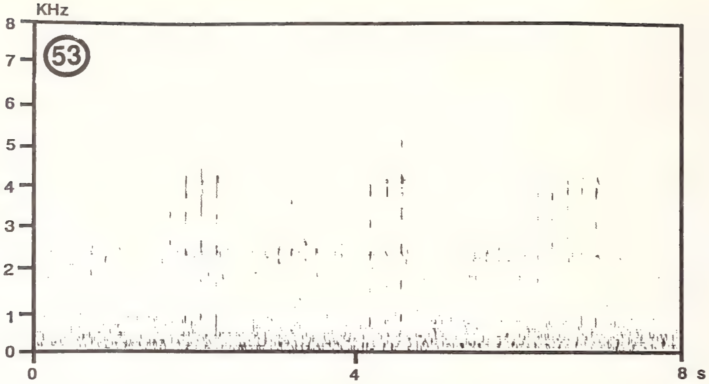


Abb. 53: Sonagramm *Mantidactylus webbi*, Nosy Mangabe.

zwei weißen Schallblasen (im Gegensatz zu anderen Vertretern der *M. redimitus*-Gruppe, bei denen die paarigen Schallblasen schwarz gefärbt sind).

Alle Exemplare dieser Art waren tagsüber auf feuchten, mit Moos bewachsenen Steinen am Bach (max. Entfernung 20 m) aktiv. Derartige Steine konnten wir nur an den drei *M. webbi*-Fundorten sehen. An einem solchen Stein, ca. 50 cm oberhalb des Baches, fanden wir im März ein Gelege aus sieben großen weißgelben Eiern. Ein ähnliches Gelege mit ebenfalls sieben Eiern fand Andreone (im Druck) auf Nosy Mangabe zusammen mit einem *M. webbi*-Weibchen. Man kann daher vermuten, daß es sich um *M. webbi*-Gelege handelt.

Der nur tagsüber abgegebene Ruf (Abb. 53, aufgenommen bei 23 ° C) besteht aus mehreren (bis zu 10), in Serie aufeinanderfolgenden geräuschhaften Lauten von jeweils durchschnittlich 37 ms (26—46, n = 15). Die Pause zwischen den Lauten beträgt durchschnittlich 148 ms (122—168, n = 11). Lautwiederholungsrate 6,25/sec. Frequenz: 0,5—5 kHz.

Mantidactylus aglavei-Artengruppe
(Einzige Art: *M. aglavei*)

Mantidactylus aglavei (Methuen & Hewitt, 1913)
1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52727 und 52728) aus Nosy Boraha [*]. Gelege und aufgenommene Rufe aus Andasibe.

Mit dem Fund auf Nosy Boraha wird erstmals die Verbreitung der Art im Küstentiefland belegt. Der Primärwaldbewohner *M. aglavei* zeigt ähnliche Anpassungen wie die Geckos der nachtaktiven Gattung *Uroplatus*: Flacher Körperbau und „Fransen" an den Flanken. Diese Merkmale könnten darauf hindeuten, daß auch *M. aglavei* an Baumstämme gedrückt den Tag verbringt.

Anfang März fanden wir auf Nosy Boraha ein Weibchen, das auf einem Gelege mit 38 grünlichen Eiern saß. Das Gelege war etwa 1.5 m hoch über dem Waldboden in der Nähe eines Baches an einem Blatt befestigt. Zwei weitere, gleiche Gelege (Abb. 54) fanden wir bei Andasibe (Eizahl ca. 30) und auf Nosy Boraha etwa 2 m über dem Bach hängend.

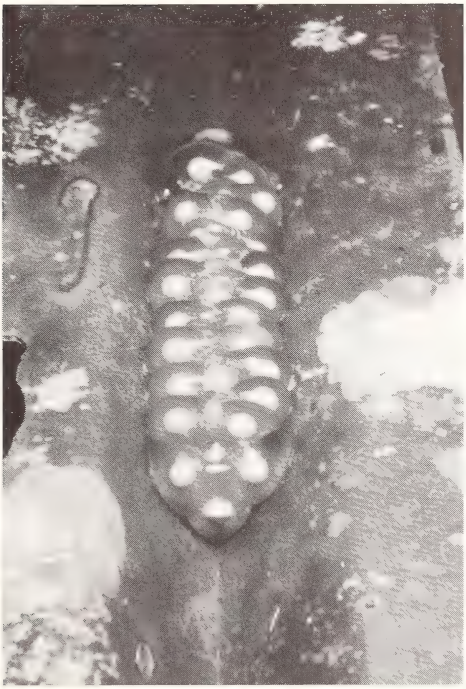


Abb. 54: Gelege *Mantidactylus aglavei*, Andasibe.

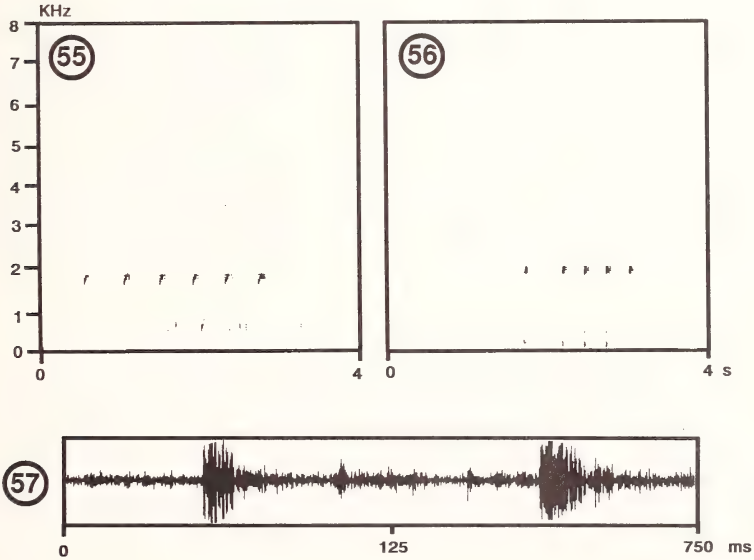


Abb. 55—57: Sonagramme von *Mantidactylus aglavei*, Andasibe (55), Nosy Boraha (56); Oszillogramm Andasibe (57).

Der Ruf (Abb. 55 bis 57) ertönte hoch aus der Vegetation (mind. 2 m) in Bachnähe. Er bestand aus 2—6 melodiösen, digital klingenden Lauten von 100—180 ms (Andasibe, 18 ° C). Die Pausen zwischen den Lauten betrugen 100—400 ms. Lautwiederholungsrate 2,5—3,67/sec. Frequenz zwischen 1,5 und 2 kHz.

Mantidactylus depressiceps-Artengruppe
(*M. depressiceps*, *M. perracae*, *M. tornieri*, *M. elegans*)

Mantidactylus tornieri (Ahl, 1928)
2 Männchen (ZFMK 52699 und 52700) und 1 Juv. (ZFMK 52701) aus Andasibe; 1 Exemplar (ZFMK 52698) aus Voloina [*]. Weiterer Fundort: Nosy Boraha [*].

Männchen riefen im Februar und März nachts an stehenden Gewässern. Die gefangenen Exemplare lassen sich morphologisch eher *M. tornieri* als *M. depressiceps* zuordnen. Die beiden Arten haben „very different mating calls, but are hardly to distinguish morphologically" (Blommers-Schlösser 1979a). Genaue Rufbeschreibungen sind nicht veröffentlicht. Ein Unterschied zwischen *M. tornieri* und *M. depressiceps* ist das Gelege. Die an Blätter über dem Wasserspiegel geklebten Eimassen sind nach Blommers-Schlösser (1979a) bei *M. depressiceps* weiß, bei *M. tornieri* grün. Wir fanden in Andasibe Gelege mit braunen Eiern, auf Nosy Boraha (bei Maromandia) Gelege mit grünen Eiern. Die Rufe (Abb. 58 bis 63) waren zudem von Fundort zu Fundort variabel. Es ist aber nicht zu entscheiden, ob letzteres mit Temperatur- und Motivationsunterschieden erklärt werden kann.

Die Tiere aus Andasibe gaben bei etwa 18 ° C Serien von mehreren (etwa 2—6) kurzen Lauten ab, die man als „toc" beschreiben kann. Die Laute dauerten im Durchschnitt 32 ms (11—50, n = 14), die Pausen dazwischen 67 ms (21—97, n = 11). Die Frequenz lag zwischen 1 und 2 kHz. Auf Nosy Boraha bei Maromandia waren Laute (15—30 ms) und Pausen (15—60 ms) deutlich kürzer, was möglicherweise auf die höhere Temperatur (ca. 22 ° C) zurückzuführen ist. Die Frequenz lag auch hier zwischen 1 und 2 kHz. Einen anderen Ruf gab ein Tier ab, das wir im Norden dieser Insel am Ambohidena-Wald fingen (auch bei ca. 22 ° C). Die Frequenz lag zwischen 1 und 2,5 kHz, die Laute dauerten durchgehend 50 ms, die Pausen etwa 90 ms. Während die anderen Exemplare ihre Rufe in unregelmäßigen Abständen abgaben, rief das Ambohidena-Tier in regelmäßigen Serien. Die Pausen zwischen den Rufen betrugen etwa 1200 ms, die Anzahl der Laute pro Ruf stieg mit Fortschreiten der Rufserie an.

Mantidactylus pulcher-Artengruppe
(*M. pulcher*, *M. liber*, *M. bicalcaratus*, *M. flavobrunneus*, *M. punctatus*, *M. albolineatus*)

Mantidactylus pulcher (Boulenger, 1882)
Die Tiere fanden sich bei Andasibe [*] in wassergefüllten Blattachseln von geschnittenen Pandanus, vergesellschaftet mit *M. liber* und *M. bicalcaratus*.

Mantidactylus liber (Peracca, 1893)
4 Männchen und 2 Weibchen (ZFMK 52730—52735) aus Andasibe; 1 Exemplar (ZFMK 52729) aus Nosy Boraha [*].

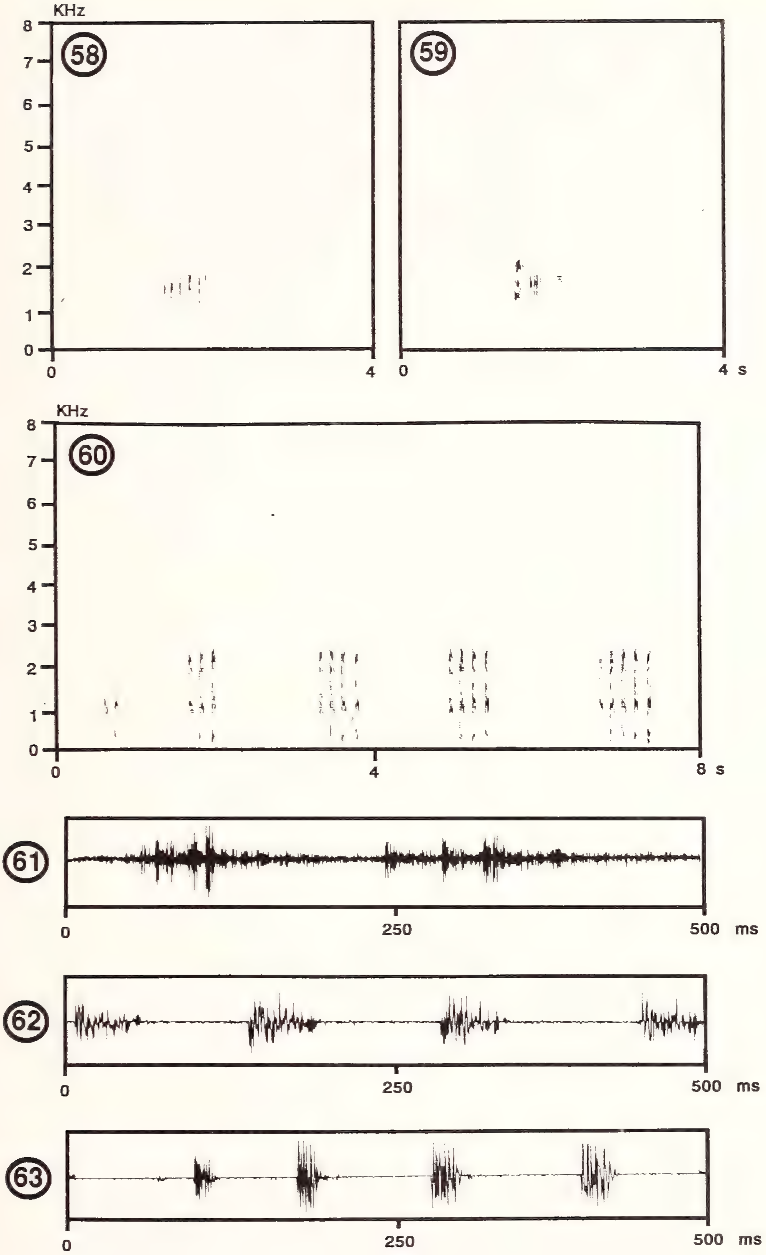


Abb. 58—63: Sonagramme und Oszillogramme von *Mantidactylus tornieri*, Andasibe (58, 63), Maromandia, Nosy Boraha (59, 61), Ambohidena, Nosy Boraha (60, 62).

Rufende Männchen saßen in Andasibe nachts in niedriger Vegetation (etwa 50 cm über dem Wasser) um stehende oder langsam fließende flache Gewässer im und außerhalb vom Wald. Die Kehle der Männchen ist leuchtend weiß, ihr kommt sicherlich Signalfunktion zu. In einem Fall saß ein Weibchen wenige Zentimeter frontal vor einem Männchen, das sich dabei ungewöhnlich hoch aufgerichtet hatte, seine Kehle zeigte und rief. An Blättern hingen viele Gelege, die der Beschreibung von Blommers-Schlösser (1975) entsprachen. Tagsüber fanden sich gelegentlich Exemplare in den Blattachseln von Pandanus-Pflanzen.

Der Ruf erinnert an den von *Boophis difficilis*, mit dem *M. liber* zudem vergesellschaftet vorkommt.

Mantidactylus bicalcaratus (Boettger, 1913)

1 Männchen und 1 Weibchen (ZFMK 52736 und 52737) aus Andasibe; 3 Exemplare (ZFMK 52738—52740) aus Nosy Boraha.

Die Zeichnung der Exemplare von Nosy Boraha (= Terra typica) ist kontrastarm, während die Andasibe-Tiere dunkelbraune Flecken auf hellem Grund zeigen, die auch eine Dorsolateralzeichnung bilden. ZFMK 52736 hat zudem helle Dorsolaterallinien, die auch für den *M. albolineatus* charakteristisch sind, dem jedoch die dunklen Flecken fehlen.

Die meisten Exemplare befanden sich in wassergefüllten Blattachseln von Pandanus-Pflanzen. Auf Nosy Boraha saßen die Tiere auch in den hohlen Stengeln von Ravinala-Blättern.

Mantidactylus argenteus-Artengruppe

(*M. argenteus*, *M. bertini*, *M. grandisonae*, *M. guibei*,
M. domerguei, *M. wittei*, *M. blommersae*)

Angaben zu Bioakustik, Taxonomie, Ökologie und Verhalten von *M. wittei*, *M. blommersae* und *M. grandisonae* sind in Vorbereitung.

Danksagung

Wir danken Wolfgang Walkowiak und Hartmut Greven, die technisches Gerät zur Verfügung stellten, Wolfgang Böhme, der in vielfältiger Weise half, und Rose Blommers-Schlösser für zahlreiche Hinweise. Wir danken weiterhin dem Ministère de la production animal et des eaux et forêts (MPAEF), Antananarivo, für die erteilten Genehmigungen zur Ausfuhr der Frösche und zum Besuch der Reservate Nosy Mangabe und Analamazoatra.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit gibt neue Informationen zu Biologie, Bioakustik, Ethologie, Verbreitung und Taxonomie der madagassischen Anurengattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus*. Insgesamt wurden 33 Arten gefunden, 49 neue Fundpunkte werden angegeben und somit bisher bekannte Verbreitungsgebiete erheblich erweitert. Die Paarungsrufe von 13 Arten sowie Schreckrufe von *Mantidactylus grandidieri* und *M. ulcerosus* werden erstmals beschrieben. Befreiungsrufe konnten bei Vertretern der Gattung *Mantidactylus* nicht festgestellt werden. Eier von *Boophis pauliani*, Gelege von *M. aglavei* und zwei anderen Arten, wahrscheinlich *M. webbi* und *M. lugubris*, wurden gefunden. *Boophis jaegeri* sp. n. wird aus Nosy Be beschrieben. Er ähnelt *Boophis luteus*, unterscheidet sich aber von diesem vor allem durch stark abweichende Paarungsrufe. *Boophis leucomaculatus* wird zur Gattung *Mantidactylus* gestellt.

Literatur

Andreone, F. (im Druck): A survey of amphibians in Malagasy rainforests. — Salamandra.
Blommers-Schlösser, R. M. A. (1975): A unique case of mating behaviour in *Gephyromantis liber* (Peracca 1893), with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). — Beaufortia 23 (296): 15—25.
Blommers-Schlösser, R. M. A. (1979a): Biosystematics of Malagasy frogs. I. Mantellinae (Ranidae). — Beaufortia 29 (352): 1—77.
Blommers-Schlösser, R. M. A. (1979b): Biosystematics of Malagasy frogs. II. The genus *Boophis* (Rhacophoridae). — Bijdragen Dierkunde 19 (2): 261—312.
Blommers-Schlösser, R. M. A. & C. P. Blanc (1991): Faune de Madagascar. Amphibiens. Tome 75 (1): 1—379.
Duellman, W. E. & L. Trueb (1985): Biology of amphibians. — Mc Graw-Hill. 1—620.
Green, G. M. & R. W. Sussman (1990): Deforestation History of the Eastern Rain Forests of Madagascar from Satellite Images. — Science 248: 212—215.
Guibé, J. (1978): Les batraciens de Madagascar. — Bonn. zool. Monogr. 11: 1—140.

Frank Glaw, Zoologisches Institut der Universität zu Köln, 1. Lehrstuhl: Experimentelle Morphologie, Weyertal 119, D-5000 Köln 41. — Miguel Vences, Wittekindstr. 15, D-5000 Köln 41.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 79—129	Bonn, Mai 1992

Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae)

K. Henle

Abstract. A herpetological survey of Peru and the examination of further material in the collection of the Zoologisches Museum Alexander Koenig resulted in 94 species of amphibians. When known, ecological data and observations are provided for these species. Four species of frogs, *Elachistocleis bicolor*, *Colostethus nexipus*, *Pseudis paradoxa* and *Sphaenorhynchus lacteus*, are recorded for the first time in Peru. Tadpoles of *Chiasmocleis ventrimaculata*, *Telmatobius arequipensis*, *Bufo trifolium*, and *Gastrotheca marsupiata* are described. Observations on ontogeny, parental care, and seasonal sexual dimorphism of *Leptodactylus rhodonotus* are reported. *Eleutherodactylus nebulosus* n. sp. (Leptodactylidae) is described from the Cordillera Azul. Additionally, one or two species of salamanders (genus *Bolitoglossa*), two species of the dendrodatid genus *Colostethus* and some individuals of hylids, genus *Gastrotheca*, probably represent undescribed species. *Epipedobates anthonyi* is regarded as a synonym of *E. tricolor.* No subspecies of *Telmatobius arequipensis* are recognized. *Hyla elkejungingerae* is transferred to the genus *Osteocephalus.* The type locality of *Dendrobates variabilis* is restricted to km 27 of the road from Tarapoto to Yurimaguas. Morphological differences between *Phobobates bassleri* and *P. trivittatus* are listed. The resolution of the following zoogeographical and taxonomical problems requires further intensive studies: several taxa of the *Telmatobius culeus/albiventris* and *T. marmoratus/jelskii* groups are insufficiently diagnosed and/or probably unjustified. The status of several forms within the *Bufo spinulosus* group remains unresolved. The subspecies *Pleurodema marmorata viridis* needs further justification. In contrast, the redbellied form of *Epipedobates pictus* probably deserves subspecific status. Several cryptic species of frogs almost certainly hide under the names *Leptodactylus wagneri* and *Gastrotheca marsupiata.* A checklist of all amphibian species reported from Peru is provided.

Key words. Amphibia, *Eleutherodactylus nebulosus* n. sp., taxonomy, checklist, ecological notes, distribution, Peru.

Einleitung

Die herpetofaunistische Erforschung Perus hält unvermindert an und ist Gegenstand vieler Untersuchungen. Tschudi (1846) veröffentlichte als erster eine Übersicht über die gesamte zu seiner Zeit bekannte Herpetofauna Perus. Seither publizierte nur Harding (1983) eine Liste aller peruanischen Amphibien, die allerdings nicht völlig korrekt und vollständig ist. Jedoch liegen über Amphibien neben zahlreichen Einzelarbeiten auch mehrere Checklisten oder Revisionen von Artengruppen oder Gattungen vor, deren Verbreitung Peru berührt (Dunn 1942—1949; Vellard 1951—1960; Schmidt 1954; Macedo 1960; Brame & Wake 1963; Taylor 1968; Heyer 1970—1979; Cei 1971, 1972a; Duellman 1971—1976; Trueb & Duellman 1971; Duellman & Fritts 1972; Duellman & Crump 1974; Trueb 1974; Lynch 1975—1980; Silverstone 1975, 1976; Duellman & Veloso 1977; Lynch & Lescure 1980; Cannatella 1982; Cannatella & Duellman 1982; Myers 1982, 1987; Wake et al. 1982; Frost 1985; Duellman & Sa 1988; Duellman & Trueb 1988, 1989; Duellman et al. 1988; Zimmermann & Zimmermann 1988; Jungfer 1989; Hoogmoed 1990). Außerdem liegen deataillierte Erfassungen von Amphibiengemeinschaften für einzelne Gebiete Perus vor (Duellman & Toft 1979; McDiarmid 1979; Schlüter 1979—1987; Toft & Duellman 1979; Péfaur & Duellman 1980; Lescure & Gasc 1986; Aichinger 1987a, 1991c; Duellman 1988, 1989; Hödl

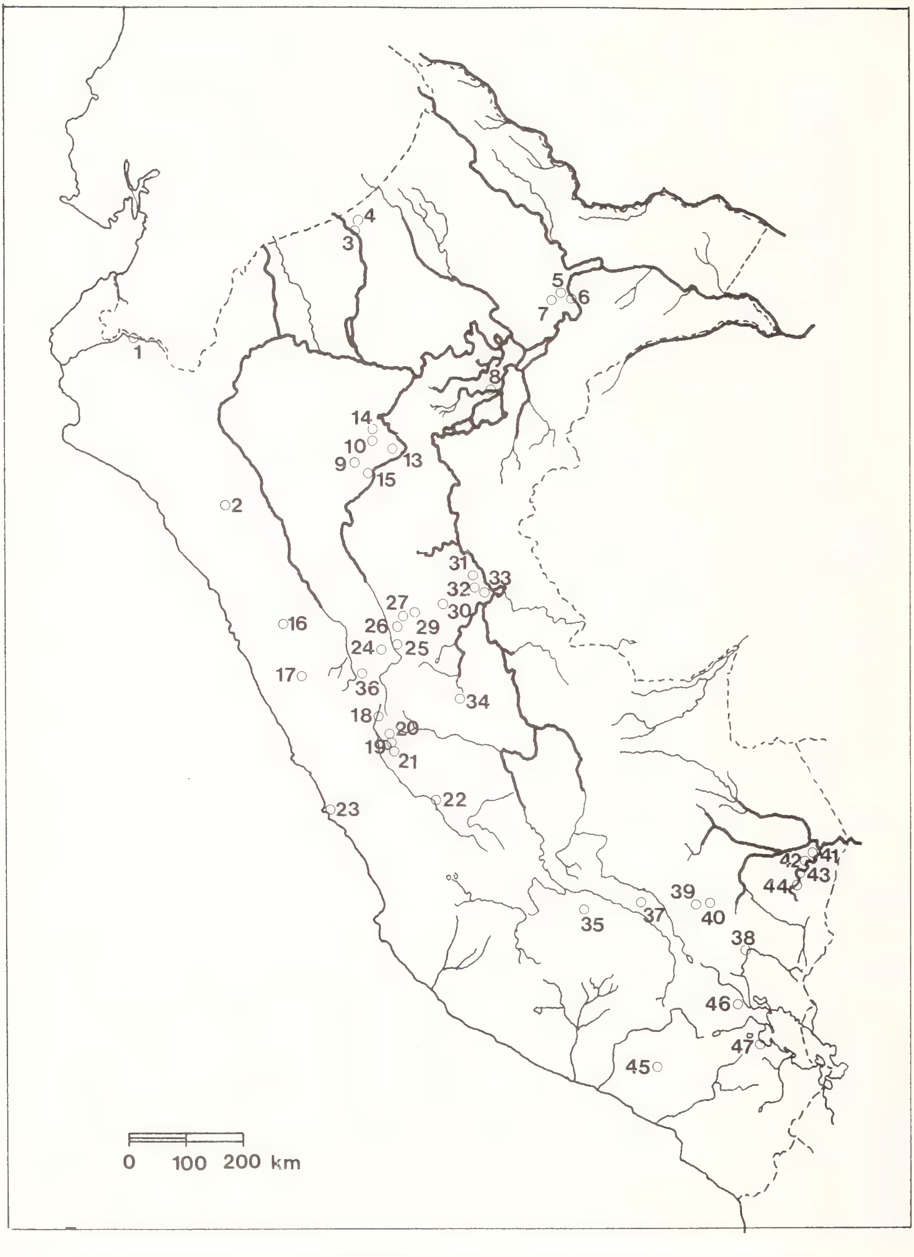

4
3
5
6
7
1
8
14
10
13
9
15
2
31
33
32
27
30
26
29
24
25
16
17
36
34
18
20
19
21
22
23
42
41
43
44
39
40
35
37
38
46
47
45
0 100 200 km

Abb. 1: Geographische Lage der Fundorte (siehe Text für Fundortnumerierung).

1990; Sinsch 1990). Doch auch diese umfangreiche Literatur darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß unsere Kenntnisse der Verbreitung und Ökologie peruanischer Amphibien noch sehr unvollständig sind. Für ein besseres Verständnis werden auch umfangreiche faunistische Arbeiten benötigt, die neben ökologischen und zoogeographischen Daten auch Grundlagen für Revisionen einzelner Gruppen liefern können und für die Einschätzung der Gefährdung der Amphibienfauna, deren Lebensräume gerade in den Tropen besonders bedroht sind (Sayer et al. 1990), eine unerläßliche Grundlage darstellen.

Zur Erarbeitung dieser Grundlagen beizutragen, war das Ziel einer Forschungsreise, die von Andreas Ehrl und mir von Januar bis März 1983 durchgeführt wurde. Über deren Ausbeute soll an dieser Stelle berichtet werden. In die Auswertung eingeschlossen wurde die gesamte Peru-Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), die von uns auf früheren Kurzreisen sowie von den nachfolgend aufgeführten Sammlern zusammengetragen wurde: R. Dexel (Bonn), W. E. Duellman (Lawrence). A. Hanrieder (Lima), M. Kneller (Buchholz), E. Lenkenhoff (Paderborn), K. H. Lüling (Bonn), G. & W. Mann (Santiago de Chile), P. Medina (Puerto Maldonado), H. Meier (Hamburg), G. R. Ockendon (London), C. Pilgram (Stuttgart), R. Podloucky (Hannover), C. Prentise (Pucallpa), G. Revuelta (Santiago de Chile), J. Roser (Waiblingen), C. Schell (Bonn), R. Schulte (Tarapoto), J. Schunke (Pucallpa), J. E. Simons (Lawrence), U. Sinsch (Bonn), W. Utke (Stuttgart) und M. Verhaagh (Karlsruhe).

Nähere Angaben zu den Reiserouten, eine Beschreibung der Hauptsammelgebiete sowie eine Auswertung des gesammelten Reptilienmaterials wurden bereits veröffentlicht (Henle & Ehrl 1991).

Liste der Fundorte

Die Lage der Fundorte ist auf einer Karte (Abb. 1) eingetragen. Soweit mir bekannt, füge ich zu jedem Fundort eine Höhenangabe (in m über NN) in Klammern hinzu. Die Schreibweise der Fundorte richtet sich nach der Mapa General del Peru.

1) La Tina
2) Cajamarca
3) Andoas
4) Capahuari Sur
5) Iquitos (106)
6) Isla Padre im Amazonas bei Iquitos (105)
7) Quista Cocha (110)
8) Rio Pacaya, Unterlauf
9) Tarapoto (≈500)
10—14) km 24, km 25, km 26, km 27 und km 33 der Straße von Tarapoto nach Yurimaguas
15) 80 km S von Yurimaguas
16) Am Fuße des Nevado Huandoi
17) Catac
18) Cerro de Pasco
19) Junin
20) Uco
21) Lago de Junin
22) Concepción
23) Lima (154)
24) Rio Pava
25) Tingo Maria (640)
26) Cordillera Azul bei Tingo Maria
27) Divisoria, Cordillera Azul (1650)
28) Rio Chino
29) El Boqueron del Padre Abad (1000)
30) Bosque Nacional Alexander von Humboldt
31) Laguna Yarinacocha (200)
32) Pucallpa (200)
33) Laguna Pacacocha (200)
34) Panguana, Rio Llullapichis (260)
35) Abancay (2378)
36) Kotosh
37) Cuzco (3440)
38) Carabaya (4800)
39) Huallahualla-Paß, beim Rio Tinki (4820)
40) Marcapata-Tal
41) Puerto Maldonado
42) Bajo Tambopata, Rio Tambopata
43) Tres Chimbadas, Rio Tambopata
44) Aguajalito, Rio Tambopata
45) Socosani
46) Pucará
47) Puno (4810)
48) In 4000 m Höhe an der Grenze nach Bolivien.

Ergebnisse

Die beobachteten Arten werden nachfolgend in systematischer Reihenfolge vorgestellt und diskutiert. Das gesamte Belegmaterial befindet sich in der herpetologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). (Das vorschriftsmäßig am Museum Javier Prado, Lima, [MJP] hinterlassene Material konnte aus logistischen Gründen nicht berücksichtigt werden.) Insgesamt handelt es sich um 94 Amphibienarten in zusammen 911 Exemplaren und 57 Kaulquappenserien oder Gelege. In der folgenden Liste werden zu jeder Art zuerst die Gesamtzahl der Belegexemplare und dann die Nummern der Fundorte (siehe Abb. 1) mit den Registriernummern des zu ihnen gehörenden Materials aufgeführt, auf das sich die anschließenden Daten beziehen.

Typhlonectidae

Oscaecilia koepckeorum Wake, 1984
1 Ex. — 7: ZFMK 23392. — Nähere Angaben zu diesem Holotypus siehe Wake (1984).

Typhlonectes compressicauda (Duméril & Bibron, 1841)
2 Ex. — 31: ZFMK 23391, 42781. — Ein Tier wurde in einer großen Lagune in einer Fischreuse gefangen. Dieser erste Nachweis für Peru wurde bereits von Lüling (1973) publiziert. Der Fundort liegt weit außerhalb des Verbreitungsschwerpunktes dieser Art. Taylor (1968) betrachtet ihr Vorkommen im Einzugsbereich des Amazonas noch als ungesichert. (Lüling (1974a) berichtet über weitere Funde aus derselben Lagune.

Caeciliidae

Siphonops annulatus (Mikan, 1820)
4 Ex. — 32: ZFMK 38874—6, 42: ZFMK 34246. — ZFMK 34246 wurde auf einer Viehweide gefunden, die restlichen drei in einem aufgelockerten Siedlungsbereich am Rande der Stadt Pucallpa. *S. annulatus* ist in Peru weit verbreitet (Melin 1941; Dunn 1942).

Plethodontidae

Bolitoglossa spp.
2 Ex. — 24: ZFMK 29986, 27: ZFMK 27632. — ZFMK 27632 wurde in einer beim Straßenbau eingesetzten Röhre gefunden. ZFMK 29986 verbarg sich mittags unter einem Stück Holz an einem Hang oberhalb eines Baches auf 670 m NN. Die Steilhänge des tief eingeschnittenen Tals trugen noch Primärwald, während die nur 30 m breite Sohle von einer verwilderten Kakao- und Mandarinenplantage eingenommen wurde. Im Leben war ZFMK 29986 dorsal erdbraun gefärbt mit zahlreichen schwarzen Flecken. Ein schwarzbraunes Dreieck befand sich zwischen den Augen. Der braune Schwanz wurde postrad zunehmend heller. Die Schwanzspitze, die Kniegelenke der Vorderbeine und der proximale Teil der Oberseite der Hinterbeine waren hellbraun. Die grauen Ventralseiten waren mit einer sehr feinen, weißen Punktierung auf der Kehle sowie mit weißen Flecken am Bauch, an den Hinterbeinansätzen und an

den Schwanzseiten verziert. Beide Exemplare lassen sich keiner bekannten Art eindeutig zuordnen. Sie werden derzeit von D. Wake (Berkeley) bearbeitet.

Pipidae

Pipa pipa (Linnaeus, 1758)
28 Ex. — 31: ZFMK 34247—8, ZFMK 45910—30; 42: ZFMK 29093. — ZFMK 29093 stammt aus einem von Viehweiden umgebenen Altarm, die restlichen Exemplare aus einer großen Lagune. Ein von uns beobachtetes Tier hielt sich im Flachwasserbereich des Altarmes gut getarnt zwischen Fallaub auf. In der Lagune wurden die Wabenkröten in Fischreusen gefangen. Bemerkenswert sind zwei orange Flecken am Vorderende der Dorsolateralfalte, die im Alkohol verblassen. Die vorliegenden Funde dehnen das bekannte Verbreitungsareal dieser Art in Peru weit nach Süden aus. Sie erhärten Dunns (1948) Vermutung, daß die Wabenkröte auch in Bolivien vorkommt, da der Rio Tambopata vermutlich über den Madre de Dios von Brasilien aus über Bolivien besiedelt wurde. Schütte & Ehrl (1987) berichten über die Fortpflanzung von Wabenkröten, die vom Fundort 31 stammen.

Microhylidae

Chiasmocleis bassleri Dunn, 1949
1 Ex. — 30: ZFMK 40133. — In einer Grube am Rande einer Straße durch Primärwald gefangen. Das Exemplar stimmt mit Dunns (1949b) Beschreibung außer in folgenden Merkmalen überein: feine, helle Vertebrallinie vorhanden; Hüftfleck größer und weiter auf den Rücken reichend. Gegenüber Duellmans (1978) ecuadorianischen Tieren weicht es jedoch stärker ab: die Flanken sind nicht einheitlich graubraun, sondern zeigen einen großen dunkelbraunen Fleck, ein rosa Flankenfleck fehlt; Kehle und Brust sind nicht grau, sondern weiß mit feiner brauner Punktierung und großen braunen Flecken; im Leben war jedoch ein leichter blauer Anflug auf Kehle und Brust vorhanden. KRL 24 mm. *C. bassleri* war bisher nur von der Typuslokalität (Rio Utoquinia bis Rio Tapiche, Loreto) in Peru und von Santa Cecilia, Ecuador, bekannt (Dunn 1949b; Duellman 1978).

Chiasmocleis ventrimaculata (Andersson, 1945)
4 Ex. + 4 Kaulquappen — 43: ZFMK 40138—9; 44: ZFMK 40140—42. — Im Primärwald in morschem Holz mit Termiten vergesellschaftet sowie zwischen Kräutern und Fallaub; ein Exemplar in 40 cm Höhe in einem Baumstamm gefunden; nachtaktiv. Die Tiere stimmen morphologisch gut mit ecuadorianischen Individuen überein (Duellman 1978), jedoch waren die feinen Rückenflecken rötlich und nicht golden. Bei einem Exemplar waren auch der Analstreif und die Kehle leicht rötlich gefärbt. Männchen (ZFMK 40138, sowie ZMH A0029/30 [Zoologisches Museum Universität Hamburg] aus Pucallpa) besitzen deutlich kräftigere Oberarme als die Weibchen. Das kleinste Männchen mit deutlicher Schallblase mißt 17 mm KRL.

Vier Kaulquappen, die sehr wahrscheinlich dieser Art angehören, befinden sich im Stadium 25 (Gosner 1960). Die besterhaltene Kaulquappe mißt 4,6 mm KRL und 6,7 mm SL. Der Körper ist deutlich breiter als tief, am breitesten etwa auf der Höhe der Augen. Die Schnauze ist gerade; im seitlichen Profil ist der Körper zur Schnauze hin zugespitzt. Die kleinen Augen sitzen dorsolateral. Das Spiraculum liegt ventromedial kurz vor dem medialen Analtubus. Die schlanke Schwanzmuskulatur läuft in einem spitzen Ende aus. Dorsaler und ventraler Schwanzsaum sind etwa gleich hoch, am höchsten etwa am Ende des ersten Drittels, an dem sie ungefähr die gleiche Ausdehnung wie die Schwanzmuskulatur besitzen. Der dorsale Saum erstreckt sich ein kurzes Stück auf den Rücken. Der kleine, terminale Mund ist anteroventral gerichtet. Papillen und Hornelemente fehlen. Zwei breite Hautlappen nehmen fast den gesamten vorderen Teil des Mundfeldes ein. Im Alkohol ist der Körper dorsal dunkelbraun und ventral hellbraun. Die Schwanzmuskulatur ist nur schwach braun gefärbt. Die Flossensäume sind weitgehend unpigmentiert.

Ctenophryne geayi Mocquard, 1904
1 Ex. — 34: ZFMK 47869. — Schlüter (1980a, 1984, 1987a, b) berichtet ausführlich über die Fortpflanzungsbiologie und Ökologie der Population, aus der sein Belegexemplar stammt. Zur Verbreitung in Peru und zur Variation dieser Art siehe Zweifel & Myers (1989).

Elachistocleis bicolor (Valenciennes, 1838)
5 Ex. — 42: ZFMK 36308, 40134—7. — Sehr häufig auf einer Viehweide; *E. bicolor* ist nachtaktiv und wurde auch bei Regen am Tage nur in Verstecken unter Ästen in flachen Erdmulden sowie Höhlungen von Baumstämmen angetroffen. Gelegentlich benutzten zwei Exemplare einen gemeinsamen Unterschlupf. Am 28. 1. vernahmen wir nach langanhaltendem Regen ab 19.00 h ein Massenkonzert in einem überschwemmten Bereich einer Viehweide. Die Männchen bezogen auf Holzstückchen oder an der Wasseroberfläche treibend Rufpositionen in 0,5—7,5 m Entfernung vom Ufer. Die Körperhaltung rufender Männchen gleicht der von *Chiasmocleis ventrimaculata* (Schlüter 1980a). Die gesammelten Exemplare stimmen morphologisch sehr gut mit argentinischen Populationen überein (vgl. Cei 1980), jedoch ist ihr Bauch kräftiger gelb gefärbt. Das vorliegende Material ist ein Erstnachweis für Peru, der das bekannte Verbreitungsgebiet dieser Art weit nach Nordwesten ausdehnt. Weiter östlich in Brasilien ist sie jedoch von nördlicheren Fundorten bekannt (z. B. Hödl 1990).

Hamptophryne boliviana (Parker, 1927)
2 Ex. — 30: ZFMK 40131—2. — In Gruben am Rande einer Straße durch Primärwald gefangen.

Leptodactylidae

Adenomera andreae (Müller, 1923)
4 Ex. — 3: ZFMK 39817; 30: ZFMK 39816; 44: ZFMK 39818—9. — Nachts aktiv auf Pfaden im Primärwald; am Tage in Verstecken unter Ästen und in Gruben am Rande von Primärwald. ZFMK 39817 fanden wir auf einer ölverseuchten Rodungsfläche. Ein Jungtier (ZFMK 40173) das vermutlich *A. andreae* zuzurechnen ist, war im Januar in Tres Chimbadas im Primärwald tagaktiv. Der Fund in Aguajalito überbrückt die Verbreitungslücke zwischen zentralperuanischen und bolivianischen Populationen, die in Heyers (1973) Verbreitungskarte noch klafft.

Adenomera hylaedactyla (Cope, 1868)
9 Ex. — 5: ZFMK 39820; 13: ZFMK 41486; 32: ZFMK 39821—7. — Im Gegensatz zu *A. andreae* ist diese Art ein ausgesprochener Kulturfolger. Alle Individuen waren nachts in beleuchteten Parkanlagen, in denen hohe Populationsdichten erreicht werden, sowie an Straßenrändern im aufgelockerten Siedlungsbereich von Städten aktiv. Nur das Iquitos-Exemplar, ein Weibchen mit 28 mm KRL, weist einen durchgehenden, deutlichen Vertebralstreifen auf. *A. hylaedactyla* ist in Peru im Amazonasbecken weit verbreitet (Heyer 1973; McDiarmid 1979).

Batrachophrynus macrostomus Peters, 1873
2 Schädel — 21: ZFMK 39266—7. — Diese Art wurde 1983 in einem kleinen Lokal in Junin als Rana frita oder als Sustancia de Rana für 1500 Soles (≙ 3,50 DM) angeboten. Zur Zubereitung werden die Frösche ausgenommen, die Haut wird vollständig abgezogen, und die Augen werden ebenfalls entfernt. Der Rest der Frösche wird als Suppeneinlage verwendet oder gebraten. Nach Auskunft der Wirtin werden gelegentlich auch Kaulquappen serviert. Die Frösche werden im Lago de Junin vom Kanu aus mit Speeren gejagt. Froschjäger gab es 1983 nur noch in den Dörfern Uco und Chinchaycocha. Bereits Duellman (1979) und Sinsch (1990) erwähnen, daß diese Art von der Lokalbevölkerung verzehrt wird. Sinsch (1990) diskutiert die Nahrungsbiologie dieser Art.

Edalorhina perezi Jiménez de la Espada, 1871
4 Ex. — 33: ZFMK 38877; 34: ZFMK 41473—4, 41844. — Zur Ökologie und zum Verhalten siehe Schlüter (1980c, 1984). *E. perezi* ist im peruanischen Amazonasbecken weit verbreitet (Dunn 1949a).

Eleutherodaytylus carvalhoi Lutz & Kloss, 1952
1 Ex. — 30: ZFMK 39843. — Nachts in 0,2 m Höhe auf einem Blatt aktiv; syntop mit *E. peruvianus*. Das Exemplar entspricht gut den Beschreibungen von Lutz & Kloss (1952) und Lynch (1980) mit Ausnahme des von Lynch (1980) erwähnten Schlüsselmerkmales eines verdunkelten Gesichtes ohne deutliche Lippenstreifen. Lynch (1980) führt dasselbe Schlüsselmerkmal für *E. croceoinguinis* auf, obwohl ein Foto in Duellman (1978: fig. 55) für diese Art deutliche Lippenstreifen zeigt. Möglicherweise sind die Lippenstreifen bei den Exemplaren, die Lynch (1980) vorlagen, durch die Konservierung verblaßt. *E. carvalhoi* war bisher in Peru nur von der Serrania de Sira (Duellman & Toft 1979) und dem Rio Llullapichis (Toft & Duellman 1979) bekannt.

Eleutherodactylus fenestratus (Steindachner, 1864)
2 Ex. — 43: ZFMK 39852—3. — Bei Regen mittags aktiv in der Krautschicht von Primärwald. Die Lebendfärbung war dorsal ocker mit erdbraunen Zeichnungselementen. Das adulte Exemplar stimmt gut mit der Beschreibung von Lynch (1980) überein; das Jungtier weicht etwas ab: die Kehle ist nur geringfügig grau gefärbt, die Flanken sind dafür stärker gezeichnet und die Dorsolateralstreifen deutlicher. Canthal- und Tympanalstreifen sind ebenfalls sehr markant. Zwischen Augen und

Lippen stehen drei intensiv ausgeprägte Flecken. Das Tympanum ist erst angedeutet. Das Jungtier mißt 14,6 mm KRL. Beide Frösche lassen sich nach dem Schlüssel von Lynch (1980) als *E. fenestratus* bestimmen. So sind die Vorder- und Hinterseiten der Schenkel sowie die Tibiaunterseiten typisch für *E. fenestratus* ungefleckt. Jedoch fehlen die vereinzelten Rückentuberkel, die diese Art von den sehr ähnlichen *E. conspicillatus* und *E. peruvianus* unterscheiden sollen.

Eleutherodactylus nebulosus sp. nov. (Abb. 2)
Holotypus: ZFMK 27634; leg. R. Schulte, IV. 1979.
Terra typica: Departamento Huanuco, Cordillera Azul, Paß der Carretera Central auf 1650 m NN.
Diagnose: Die Merkmalskombination glatter Bauch, 1. Finger länger als 2. Finger und deutliches Tympanum charakterisieren die Art als Angehörige der vorwiegend das Tiefland bewohnenden *fitzingeri*-Gruppe (sensu Lynch 1976). *E. nebulosus* unterscheidet sich von allen Arten dieser Gruppe durch die Kombination folgender Merkmale: helle Flecken auf den Schenkelhinterseiten, auf den Flanken sowie vereinzelt auf dem Rücken, deutliche Schwimmhäute zwischen den Zehen und schwach ausgebildete Zehen- und Fingerendplatten. *E. anomalus* besitzt ebenfalls keine breiten Zehen- und Fingerendplatten, doch sind bei ihm die Zehen fast vollständig mit Schwimmhäuten verbunden, während diese sich bei *E. nebulosus* nur etwa auf ¼ der Zehenlänge erstrecken. *E. actites*, *E. conspicillatus*, *E. peruvianus* und *E. lymani* weisen wie *E. nebulosus* helle Flecken auf den Schenkelhinterseiten auf. Den ersteren drei Arten fehlen jedoch die hellen Rückenflecken, und ihre Zehen- und Fingerendplatten sind sehr breit. *E. lymani*, die einzige weitere Art der *fitzingeri*-Gruppe, die in Peru in über 1000 m NN lebt (vgl. Lynch 1979b), unterscheidet sich von *E. nebulo-*

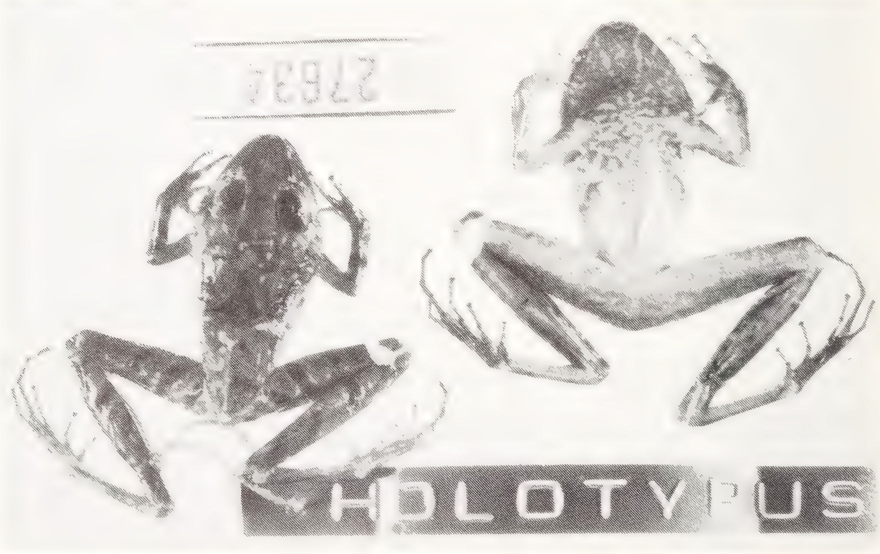


Abb. 2: Holotypus von *Eleutherodactylus nebulosus* (ZFMK 27634) in Dorsal- und Ventralansicht.

sus durch die ungefleckte Brust und durch den Besitz äußerer Metatarsaltuberkel. Beschreibung: Kopf geringfügig breiter als der Körper. Die Kopfbreite mißt 40,4 % der Kopf-Rumpf-Länge. Schnauze in Dorsalansicht zugespitzt, in Lateralansicht abgestutzt. Der Abstand Auge—Nasenöffnung beträgt 92 % des Augenquerdurchmessers. Die leicht vorstehende Nasenöffnung ist dorsolateral gerichtet. Canthus rostralis markant. Die schwach ausgebildete Supratympanalfalte bedeckt das Tympanum nicht. Tympanum deutlich, etwas höher als breit; es liegt geringfügig näher am Auge, als es breit ist. Choanen oval; Praevomerfortsätze posteromedial zwischen den Choanen, mit 6 (rechts) bzw. 7 (links) Odontophoren. Zunge etwas länger als breit, ihr letztes Viertel frei abhebbar. Haut auf dem Rücken leicht rauh, ventral dagegen glatt. Dorsolateralfalte nur angedeutet. Palmartuberkel groß und langgestreckt. Deutliche Hautsäume verbinden die Finger basal und bilden zwischen Finger 2 und 3 eine basale Schwimmhaut. Die Fingerendplatten sind nur wenig verbreitert. Der 1. Finger ist länger als der 2. Finger. Ein äußerer Metatarsaltuberkel fehlt; der auffällige innere Metatarsaltuberkel ist langgestreckt. Schwimmhäute verbinden die Zehen etwa zu ¼ ihrer Länge. Zehenendplatten 1,7mal so breit wie distal die Zehen. Die Fersen der zusammengelegten Beine überlappen stark; sie überragen bei entlang des Körpers ausgestreckten Beinen die Schnauzenspitze weit.
Maß: 26,3 mm KRL.
Färbung in Alkohol: Dorsal braun mit einem dunkleren zick-zack-förmigen Querband hinter dem Auge, das mit einem breiten, halbkreisförmigen, dunklen Rückenquerband verbunden ist. Zwei weitere dunkle Querbänder im Sakralbereich. Kleine weiße Flecken vereinzelt auf dem Rücken. Auf den Flanken verlaufen breite, dunkelbraune, von weißen Flecken begrenzte Querbänder schräg nach hinten. Ein dunkelbraunes Band verbindet die Augen. Ein dunkelbrauner Streifen verläuft vom Auge zum Tympanum und begrenzt dessen postralen Rand. Dunkelbrauner Canthalstreifen schwach ausgeprägt, aber breit; braune Lippenbänder undeutlich. Ein weißer Fleck auf der Schnauzenspitze. Die Oberseite der Extremitäten weisen markante, dunkelbraune Querbänder auf, die teilweise von einer feinen weißen Linie eingerahmt werden. Schenkelhinterseiten mit zahlreichen kleinen, hellen Flecken; braune Schenkelvorderseiten ohne auffällige Fleckung. Ventralfärbung weiß mit deutlicher dunkelbrauner Pigmentierung an den Rändern der Extremitäten sowie auf Kehle, Brust und der vorderen Hälfte des Bauches. Auf der Kehle überwiegt die braune Pigmentierung stark.
Habitat: Der Lebensraum dieser Art wurde bereits von Schulte (1979) beschrieben. Die ursprüngliche Vegetation, submontaner Nebelwald, wurde in weiten Bereichen von Teeplantagen verdrängt.

Eleutherodactylus ockendeni (Boulenger, 1912)
1 Ex. — 43: ZFMK 39851. — Im Primärwald. Die Art ist in Peru im oberen Amazonasbecken weit verbreitet (Lynch 1974a, 1980).

Eleutherodactylus peruvianus (Melin, 1941)
9 Ex. — 29: ZFMK 30003—5; 30: ZFMK 39845—7; 44: ZFMK 39848—50. — Im Bosque von Humboldt und in Aguajalito saßen die Frösche am Tage auf Farnwedeln in 0,5—1 m Höhe sowie am Boden auf einer kleinen Primärwaldlichtung. Diese

sechs Exemplare stimmen weitgehend mit der Beschreibung durch Lynch (1980) überein; lediglich die Lippenstreifen fallen nur bei ZFMK 39850 auf. Bei diesem Individuum ist allerdings der erste Finger nicht länger, sondern eher geringfügig kürzer als der zweite. Damit müßte es eigentlich der *fitzingeri*-Gruppe (sensu Lynch 1976) zugerechnet werden, gehört jedoch auf Grund aller übrigen Merkmale ganz eindeutig zu *E. peruvianus*. Bei sechs Exemplaren waren im Leben die Flecken der Schenkelhinterseiten leuchtend gelborange/dunkelbraun marmoriert; die Vorderseiten waren orangebraun.

Die drei Exemplare aus Boqueron (ZFMK 30003—5) weichen merklich von typischen *E. peruvianus* ab und stehen intermediär zwischen dieser Art und *E. conspicillatus*. Die Kehle ist bei einem Frosch nur sehr schwach und sehr fein braun punktiert (meist ungefleckt in *E. conspicillatus* — siehe Lynch 1980), bei den beiden übrigen Tieren jedoch wie bei *E. peruvianus* kräftig gefleckt. Die Brust ist allerdings entgegen den Angaben von Lynch (1980) nicht gefleckt, sondern wie bei *E. conspicillatus* rein weiß. Die Waden sind wie bei *E. conspicillatus* ungezeichnet, während sie bei *E. peruvianus* normalerweise auffallende cremefarbene Flecken aufweisen. Bei ZFMK 30003 fehlt weiterhin wie bei *E. conspicillatus* der Canthalstreifen. Die Boqueron-Population lebte im Spritzwasserbereich eines Wasserfalles an steil abfallenden Felsen, teils in der epiphytischen Vegetation, teils auf nacktem Untergrund. Die Tiere wurden maximal 1 m über der Sohle der Felswand angetroffen. Auch in diesem Merkmal nähern sich diese Frösche *E. conspicillatus* an, der nach Duellman (1978) eine besonders hohe Luftfeuchtigkeit benötigt. Trotz dieser Anklänge an *E. conspicillatus* rechnen wir die Frösche aus Boqueron *E. peruvianus* zu, da ihr Fundort weit südlich der Verbreitungsgrenze von *E. conspicillatus* liegt. Auch Lynch & Lescure (1980) beschreiben intermediäre Tiere, allerdings aus Kolumbien. Trotz solcher intermediärer Individuen anerkennt Lynch (1980) beide Arten. Er weist jedoch darauf hin, daß sie möglicherweise nur geographische Varianten (Unterarten?) einer Art darstellen. Die Boqueron-Exemplare sprechen für letztere Einschätzung, doch ist eine gesicherte Beurteilung des Status von *E. peruvianus* nur anhand einer ausführlichen Untersuchung umfangreichen Materials möglich.

Eleutherodactylus sulcatus (Cope, 1874)
1 Ex. — 5: ZFMK 41487. — Zur Verbreitung in Peru siehe Lynch (1975a, 1980).

Eleutherodactylus sp.
1 Ex. — 25: ZFMK 39844. — Unter einem Stein unter überhängenden Felsen in einem steil eingeschnittenen Flußtal. Das Exemplar gehört zur *fitzingeri*-Gruppe (sensu Lynch 1976). Im Leben war der Rücken dunkelgrün gefärbt; eine solche Färbung ist von keiner im oberen Amazonasbecken vorkommenden Art dieser Gruppe bekannt (Lynch 1980). Wegen der nicht sehr guten Konservierung ist allerdings eine Beschreibung als neue Art nur auf diesem Individuum basierend nicht ratsam.

Ischnocnema quixiensis (Jiménez de la Espada, 1872)
4 Ex. — 4: ZFMK 39829—30; 27: ZFMK 27635; 30: ZFMK 39828. — An einem Bachufer (Fundort 30) und auf einem Pfad durch Primär- und Sekundärwald (Fundort 4); tags unter Holz versteckt, nachts aktiv. ZFMK 27635 stammt aus 1650 m NN.

Lynch (1974b) erwähnt diese Art für die Departamentos Loreto, Junin und Pasco. ZFMK 27635 und 39830 zeigen Merkmale, die typisch für *I. quixiensis* sind. Bei ZFMK 39828 ist dagegen der Rücken nur sehr fein tuberkuliert und trägt nur wenige größere Tuberkel; die Kehle ist nur undeutlich grau/weiß marmoriert, der Bauch ist rein weiß. Nach diesen Merkmalen müßte das Individuum nach den Diagnosemerkmalen von Duellman (1990a) der Art *I. saxatilis* zugerechnet werden. Die Flanken und die Schenkelvorder- und -hinterseiten sind dagegen wie bei *I. quixiensis* hell- bis dunkelbraun/weiß marmoriert. Auch ZFMK 39829 steht intermediär zwischen den beiden Taxa. Die Rückentuberkulierung entspricht *quixiensis*, Bauch und Kehle sind entsprechend *I. saxatilis* weiß mit sehr diffuser grauer Fleckung. Die Flanken sind links posteroventral hell wie der Bauch (entspricht *saxatilis* — wobei allerdings die Ausdehnung des hellen Flankenfleckes zumindest bei dem von Duellman [1990a] abgebildeten Exemplar wesentlich weiter ausgedehnt ist), sonst und auf der rechten Seite vollständig dunkelbraun/weiß marmoriert (Merkmal von *I. quixiensis*). Auch die Aussage von Duellman (1990a), daß *I. quixiensis* vorwiegend in den niedriger gelegenen amazonischen Bereichen vorkommt und *I. saxatilis* peripher dazu in 390—690 m Höhe, gilt zumindest in Zentralperu nicht (s. o.). Während also die Diagnosemerkmale für *I. saxatilis* nicht verläßlich sind, kann anhand des vorliegenden begrenzten Materials nicht entschieden werden, ob die beiden Taxa nur eine oder zwei Arten darstellen.

Leptodactylus bolivianus Boulenger, 1898
7 Ex. — 41: ZFMK 33326—7; 42: ZFMK 34251, 39790—1; 43: ZFMK 39789; 44: ZFMK 39789. — Bevorzugt auf Viehweiden und Maisfeldern, in denen er entlang des Rio Tambopata als dominante bodenbewohnende Art sehr häufig auftritt (daher lokal als Rana commun bezeichnet). *L. bolivianus* dringt auch in Randbereiche des Primärwaldes vor (z. B. in Aguajalito), ist hier aber deutlich seltener als auf Viehweiden. Auch Heyer (1976) berichtet, daß diese Art offene Formationen bevorzugt. Normalerweise ist sie nachtaktiv; während leichtem Regen kann sie im Primärwald jedoch auch am Tage angetroffen werden. Paarungsrufe ertönen im Februar von 18.00 h bis mindestens 24.00 h. Als Rufstandorte dienen bevorzugt freie Stellen in sumpfigen oder schlammigen Mulden. Ein Frosch würgte beim Fang seine Nahrung aus: Formicidae, Scarabaeidae, einen weiteren Coleoptera sowie einen Diplopoda von 12—26 mm Länge. Entgegen den Angaben von Nieden (1923) waren die Ventralseiten stets weiß, und nur Kehle und Brust sind manchmal graubraun gefleckt. *L. bolivianus* war bisher in Peru nur vom Rio Tambopata bekannt (McDiarmid 1979). Im Museo Javier Prado, Lima, liegen jedoch nicht inventarisierte Exemplare aus Pucallpa vor.

Leptodactylus mystaceus (Spix, 1824)
1 Ex. — 42: ZFMK 39815. — Heyer (1978) teilt die bis dahin als *mystaceus* bezeichneten Frösche in vier Arten auf, von denen *L. amazonicus* und *L. elenae* in Peru vorkommen. Später (Heyer 1983) weist er darauf hin, daß sein Taxon *amazonicus* korrekt *mystaceus* bezeichnet werden muß. Ungewöhnlich ist bei dem vorliegenden Tier eine durch weiße Pigmentierung leicht angedeutete Tarsaltuberkulierung. Die auffallenden, in einer Linie stehenden schwarzbraunen Flankenflecken, der schwarze Fleck

am Armansatz sowie der schwarze Canthalstreifen, der vom Nasenloch über das Auge und entlang der zum Oberarm ziehenden Supratympanalfalte verläuft, werden von Heyer (1978) nicht erwähnt. Diese Merkmale sind aber mindestens teilweise auch beim Holotypus von *L. amazonicus* vorhanden (vgl. Heyer 1978: Abb. 35). In Peru waren bisher nur vier weitverstreute Fundorte für diese Art bekannt (Heyer 1978; McDiarmid 1979).

Leptodactylus pentadactylus (Laurenti, 1768)
2 Ex. — 3: 1 Ex. gesichtet; 44: ZFMK 39814. — Im Primärwald am Ufer eines Bächleins (ZFMK 39814); ein Männchen aus einer Höhlung am Fuße eines Baumes ca. 20 cm vom Ufer eines völlig mit Öl bedeckten Sees entfernt rufend, in den es flüchtete. Bei dem 51 mm langen subadulten Frosch beginnt die Rückenzeichnung schon zu verblassen. Die Art ist in Peru weit verbreitet (Heyer 1979), doch lag aus Südperu bisher nur ein Nachweis vor (McDiarmid 1979).

Leptodactylus rhodonotus (Günther, 1868)
28 Ex. + 1 Larvenserie + 1 Schaumnest — 24: ZFMK 30022—4; 25: ZFMK 30020—1; 26: ZFMK 27633; 28: ZFMK 39788; 29: ZFMK 30006—18, 39783—7, 41395; 32: ZFMK 29328—9, 30019. — Als Kulturfolger in fast allen Straßengräben und Pfützen von Tingo Maria und Pucallpa in der Trockenzeit (September 1978) extrem häufig, dagegen in der Regenzeit (März 1983) nur vereinzelt vernommen. Die Art ist auch in Straßengräben außerhalb von Dörfern oder Städten und in Plantagen sehr häufig, etwas spärlicher in den Nebelwäldern mit Primärvergetation. Heyers (1979) Behauptung, *L. rhodonotus* sei ein Waldbewohner, stimmt also nur bedingt. Als Tagesverstecke dienten Holzstücke, Steine und dicht am Boden anliegende Vegetation; vereinzelt bestand in diesen Verstecken beinahe Körperkontakt zwischen verschiedenen Fröschen. Auch rufende Männchen hielten oft nur geringe Abstände voneinander (25—100 cm), ohne daß aggressive Interaktionen beobachtet werden konnten. Als Rufwarten dienten Tagesverstecke; außerdem riefen Männchen halb untergetaucht aus aquatischer Vegetation. Die Rufaktivität setzte zur Trockenzeit im September gegen 17.00 h ein und nahm nach Einbruch der Nacht deutlich zu. Bis gegen Mitternacht hielten die Chöre stets unvermindert an, wahrscheinlich dauerten sie jedoch regelmäßig bis gegen 5.00 h. Heftiger Regen verminderte oder beendete die Rufaktivität. Nach einem anhaltenden nächtlichen Regenfall verlängerten die Männchen ihr Konzert dafür bis 8.20 h. Starke Chöre vernahmen wir im September, Februar und März. Im September wurden außer rufenden Männchen auch beinlose Kaulquappen, frisch metamorphosierte Jungfrösche und etwa halbjährige Exemplare beobachtet. Im März fanden wir ein frisches Gelege. Diese Beobachtungen lassen auf eine ganzjährige Fortpflanzungszeit schließen. Ein ca. 12 cm Durchmesser großes Schaumnest enthielt 250—500 Eier und wurde von einem Männchen in einer Höhlung unter einem großen Stein am Straßenrand bewacht. Brutpflege, allerdings durch Weibchen, ist auch von *L. chaquensis* und *L. ocellatus* bekannt (Vaz Ferreira & Gerhau 1975; Cei 1980). Kaulquappen fanden wir in stehenden Pfützen, Straßengräben und in tiefen Becken langsam fließender, kleiner Bäche. Die Kaulquappen hielten sich stets am Bodengrund zwischen Fallaub und Pflanzen (insbesondere *Commelina longicaulis* [Commelinaceae]) oder zwischen Kieselsteinen auf. Kaulquappen raspelten abgestorbene Pflanzenteile ab. Subadulte Frösche fraßen in

Gefangenschaft fast alles, was sie bewältigen konnten, einschließlich gleichgroßer Frösche (Henle et al. 1983). Ein Männchen erreichte bei einer Haltungstemperatur von 20—28 °C innerhalb eines Jahres 40 mm KRL.

Die Kaulquappen wurden schon von Heyer (1979) kurz charakterisiert. Ergänzend sei erwähnt, daß die Lateralfalten der Mundöffnung erst nach dem Verlassen der Schaumnester deutlich ausgebildet werden. Kaulquappen im Stadium 39 (nach Gosner 1960) sind in Dorsalansicht oval; der Körper ist nur geringfügig breiter als hoch. In Dorsalansicht ist die Schnauze rund, in Lateralansicht gestutzt. Das posterodorsal gerichtete Spiraculum liegt links wenig hinter der Körpermitte. Die relativ lange Afterröhre befindet sich rechts. Die kräftige Schwanzmuskulatur reicht bis zum Ende des Schwanzes. Die flachen Schwanzflossensäume sind knapp hinter der Schwanzmitte am breitesten, bleiben aber wesentlich schmaler als die Schwanzmuskulatur. Der dorsale Flossenraum endet vor dem Körper. Der Körper ist im Leben dunkelbraun gefärbt mit wenigen fleischfarbenen Flecken, besonders bei den Augen und nahe dem Mundfeld. Die Schwanzmuskulatur ist fleischfarben mit wenigen graubraunen Flecken. Die durchscheinenden Flossensäume sind graubraun gefärbt. Metamorphosierte Jungfrösche messen 14,1—15,5 mm KRL (n = 11). Die relative Beinlänge (Tibialänge/KRL) ist signifikant mit der KRL korreliert (Spearman-Rang-Korrelation: $r_s = 0{,}68$; $n = 16$; $\alpha < 0.01$), d. h., adulte Frösche haben relativ längere Beine als Jungfrösche. Die Dorsolateralfalten sind bei frisch metamorphosierten Tieren schon leicht angedeutet; eine Tympanalfalte fehlt jedoch noch. Breite dunkle Schenkelquerbänder sind schon bei der Metamorphose ausgebildet; ab einer KRL von 27—30 mm werden sie jedoch zunehmend undeutlicher, bis sie bei Adulten häufig nur noch schwach ausgeprägt sind. Runde weiße Kehlflecken auf sonst unpigmentierten Ventralseiten entwickeln sich ab ca. 20 mm KRL. Sie dehnen sich mit zunehmender Körpergröße auf den Bauch aus. Ab ca. 35 mm KRL löst sich diese kontrastreiche Zeichnung in eine mehr oder weniger durchscheinende, schwarze Ventralfärbung mit diffusen, weißen Flecken auf. Die dorsalen Zeichnungselemente sind bei dieser Größe schon voll ausdifferenziert. Ein deutlicher Sexualdimorphismus tritt gleichzeitig auf: Männchen sind stets mehr oder weniger lachsrot, Weibchen dagegen rotbraun gefärbt.

Auf der Brust bilden sich während der Paarungszeit zwischen den Armen zwei busenförmige Hauterhebungen, die meist drei bis 2 mm lange, schwarze Stacheln tragen. Zwischen diesen Stacheln entwickelt sich ein Band sehr feiner Dörnchen. Auch am Praepollex und seitlich an den Handflächen entwickeln sich Brunststacheln. Der Praepollex, der bei Jungtieren noch kaum erkennbar ist, kann sich außerdem beinahe fingerförmig vergrößern. Weiterhin nehmen Ober- und Unterarm der Männchen beträchtlich an Umfang zu, bis beide genauso breit wie lang sind. Ein entsprechender saisonaler Sexualdimorphismus tritt bei *L. chaquensis* auf, während dieser Geschlechtsunterschied bei *L. ocellatus* ganzjährig vorhanden ist (Cei 1949, 1980; Cohen 1962). Da diese beiden Arten in die *ocellatus*-Gruppe gehören, *L. rhodonotus* dagegen in die *pentadactylus*-Gruppe, muß dieses ungewöhnliche, abgeleitete Merkmal mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden sein. Nach unserem Wissen fehlt ein ähnlicher Sexualdimorphismus den übrigen *Leptodactylus*-Arten (vgl. Cei 1980; Heyer 1970—1979). Interessanterweise ist auch nur bei diesen drei Arten Brutpflege bekannt (Cei 1980; diese Arbeit).

L. rhodonotus ist auf die andinen Ausläufer im Amazonasbecken beschränkt (Heyer 1979). Er tritt in der Cordillera Azul extrem häufig auf. Interessanterweise wird er hier zu einem ebenso häufigen Kulturfolger wie *L. bolivianus* im Madre de Dios, wo *L. rhodonotus* fehlt. *L. bolivianus* ist dagegen in der Cordillera Azul nicht vorhanden. Gemeinsam kommen beide Arten nur am Rande ihres Verbreitungsgebietes, in Pucallpa, vor.

Leptodactylus wagneri (Peters, 1862)

28 Ex. — 3: ZFMK 39807—13; 25: ZFMK 31800, 39798—806; 30: ZFMK 39794; 32: ZFMK 39797; 34: ZFMK 41845; 41: ZFMK 33328—9; 42: ZFMK 39795—6; 43: ZFMK 40174—5; 44: ZFMK 39793. — Im Botanischen Garten von Tingo Maria und auf angrenzenden Rodungen extrem häufig; außerdem auf Weiden (Fundort 42), feuchten Ruderalflächen und entlang Pisten (Fundort 3), in Dörfern, am Ufer von Flüssen (Fundort 43), aber auch auf Pfaden im Primärwald (Fundort 44). Entsprechende Habitate erwähnt bereits Heyer (1971). Nicht paarungsbereite adulte Exemplare waren nur vereinzelt bei bedecktem, feuchten Wetter tagaktiv, rufende Männchen und Jungtiere dagegen regelmäßig. Rufende Männchen fanden wir nur in bis zu 25 cm tiefen Flachwassertümpeln. In Tingo Maria trafen wir im März gleichzeitig rufende Männchen, Schaumnester, Kaulquappen und Jungfrösche an, was auf eine längere Fortpflanzungszeit schließen läßt. In Ecuador riefen Männchen allerdings nur im Juli (Duellman 1978).

Heyer (1984) stellt *Adenomera griseigularis* in die Synonymie von *L. wagneri*. Der Holotypus von *A. griseigularis* besitzt eine T-förmig ausgebildete Endphalange, ein Merkmal, das gattungstypisch für *Adenomera* sein und bei *Leptodactylus* fehlen soll (Lynch 1971; Heyer 1974), weshalb Henle (1981a) sein Taxon nicht näher mit Arten der Gattung *Leptodactylus* verglich. Eine Nachuntersuchung des Holotypus und ein Vergleich mit einer von uns an der Terra Typica von *A. griseigularis* gesammelten Serie von *L. wagneri* bestätigte trotz des von der Gattungsdiagnose abweichenden Merkmales die Zugehörigkeit zu *L. wagneri*. Damit fällt das einzige bekannte morphologische Merkmal, das die beiden Gattungen eindeutig trennte, als Diagnosemerkmal aus. Trotzdem können beide Gattungen aufrechterhalten werden, da sie sich eindeutig in ihrer Fortpflanzungsbiologie unterscheiden.

L. wagneri zeigt generell eine breite morphologische Variation. Neben Individuen mit rein weißen Ventralseiten kommen solche mit braunen Kehlen und Beinunterseiten vor. ZFMK 39795—6 von Bajo Tambopata sind ventral sogar so stark pigmentiert, daß die weiße Grundfarbe fast völlig verschwindet. Besonders ungewöhnlich sind die beiden Frösche aus Puerto Maldonado, die eine zwar unterbrochene, aber deutliche dorsolaterale Drüsenleiste, besonders große Rückentuberkel und einen ungewöhnlich langgestreckten Kopf aufweisen. Vermutlich handelt es sich bei *L. wagneri* um einen Komplex mehrerer kryptischer Arten (siehe dazu auch Lynch 1979).

?***Leptodactylus*** sp.

3 Kaulquappenserien — 3: ZFMK 41394; 44: ZFMK 41396—7. — Eine sichere Bestimmung war bisher nicht möglich.

Lithodytes lineatus (Schneider, 1799)
1 Ex. — 3: ZFMK 39780 + 2 Sichtungen. — Bei leichtem Nieselregen am Morgen unter großen Baumstämmen auf ölverseuchten Kahlschlagflächen mit beginnendem Sekundärwuchs aktiv. Schlüter & Regös (1981) berichten erstmals über die Ökologie peruanischer Tiere.

Physalaemus petersi (Jiménez de la Espada, 1872)
1 Ex. — 30: ZFMK 40176. — Aus einer Grube am Rande einer Straße durch Primärwald.

Pleurodema cinerea Cope, 1877
2 Ex. — 46: ZFMK 28463—4. — Der vorliegende Fund ist der nördlichste bekannte Verbreitungspunkt dieser Art, der jedoch an das Vorkommen beim Lago Titicaca (Vellard 1960b; Duellman & Veloso 1977) anschließt.

Pleurodema marmorata (Duméril & Bibron, 1841)
18 Ex. + 1 Larve — 2: ZFMK 41390—3; 19: ZFMK 39841—2; 20: ZFMK 39831—40, 39871; 22: ZFMK 45391; 39: ZFMK 36303. — Alle Individuen wurden am Tage auf alpinen Grasmatten in Hohlräumen unter großen Steinen gefunden, unter denen bis zu drei Exemplare vergesellschaftet waren. Vellard (1960b) teilt die Art in drei Unterarten auf: *P. m. marmorata* aus dem südlichen Peru sowie *P. m. viridis* und *P. m. infuscata* aus Zentralperu. Duellman & Veloso (1977) erkennen dagegen wegen der großen Variation innerhalb einzelner Populationen keine Unterarten an. Von unseren Exemplaren von der Südostseite des Lago de Junin sind acht wie typische *viridis* gezeichnet, drei wie typische *infuscata*, und zwei stellen Übergangsformen dar. Auch die Cajamarca-Frösche sind intermediär. Diese Frösche bestätigen also die Auffassung von Duellman & Veloso (1977). Dagegen ist das südperuanische Exemplar mit 32 mm KRL ebenso wie die aus Südperu stammenden Tiere, die Duellman & Veloso (1977) vorlagen, deutlich größer als zentral- und nordperuanische Frösche, unterstützen also die Abtrennung der Nominatform auf Grund der Körpergröße (Vellard 1960b). Ein Individuum aus Concepción erreicht allerdings auch 31,5 mm. Sein Bauch ist ungefleckt wie bei *viridis* und *marmorata*. Concepción liegt zwischen den von Vellard (1960b) erwähnten Verbreitungsgebieten dieser zwei Unterarten, jedoch wesentlich näher dem von *viridis*. Während *P. m. infuscata* also als Synonym zu *P. m. viridis* aufgefaßt werden muß, verdient *P. m. viridis* möglicherweise Anerkennung als eigene Unterart, jedoch sind für eine sichere Beurteilung ausführlichere Untersuchungen an einem wesentlich umfangreicheren Material nötig. Zum Ruf und zur Literatur über diese Art siehe Sinsch (1990).

Telmatobius arequipensis Vellard, 1955
11 Ex. — 45: ZFMK 300025—35. — Am Grunde eines 5—10 m breiten, maximal 50 cm tiefen Wüstenflusses, zwischen Steinen auf dem Sand oder zwischen Gräsern ruhend. Kaulquappen und Frösche bewegten sich nur sehr langsam und konnten problemlos mit der Hand im Wasser gefangen werden. Im Terrarium verließen die Frösche nur sehr selten das Wasser, fraßen untergetaucht, und die Männchen riefen auch

unter Wasser. Die Paarung geschieht ebenfalls unter Wasser (Pefaur et al. 1978). Paarungsrufe ertönten nur im März und April. Feine Brunststacheln entwickelten sich im April, beim Fang im September fehlten sie noch. Vermutlich besteht also nur eine kurze Fortpflanzungszeit.

T. arequipensis war bisher nur nach wenigen Exemplaren bekannt. Vellard (1951) beschreibt ihn zunächst als besondere Form von *T. marmoratus*, später anerkennt er ihn als eigene Art mit zwei Unterarten (Vellard 1955b). Zwar sind die von ihm benutzten Unterscheidungsmerkmale zu *T. marmoratus* nur wenig brauchbar, doch erbrachte der direkte Vergleich unseres Materials und von Syntypen des *T. arequipensis* (Museo Javier Prado, Lima [MJP]: Bat 0063, 153, 0331) mit von uns gesammelten *T. marmoratus* aus Cuzco deutliche Unterschiede zwischen den beiden Arten: die Metatarsaltuberkel sind bei *T. arequipensis* wesentlich größer und breiter; dafür sind Tuberkel am Fuße sehr spärlich und fehlen auf der Tibia vollständig. Weiterhin erstrecken sich die Schwimmhäute auf ½—¾ (meist ¾) der Zehenlänge, bei *T. marmoratus* dagegen normalerweise nur bis zur halben Zehenlänge. Allerdings erreicht bei einem frisch metamorphosierten *T. arequipensis* die Schwimmhaut nur knapp die halbe Zehenlänge. Auch die Kaulquappen unterscheiden sich deutlich. Die Kaulquappen von *T. arequipensis* sind etwa doppelt so lang und doppelt so breit wie die von *T. marmoratus* in entsprechenden Entwicklungsstadien. Die von Vellard (1951, 1955b) angeführten Unterscheidungsmerkmale zu den übrigen kleinen peruanischen Arten der Gattung sind ebenfalls ungeeignet. Die Untersuchung des von Vellard im Museo Javier Prado deponierten Materials der Arten *T. arequipensis*, *T. jelskii* und *T. peruvianus* zeigte, daß *T. arequipensis* wesentlich größere Choanen besitzt als *T. peruvianus*. Außerdem liegen die Praevomerfortsätze von *T. arequipensis* weiter postral und tragen höchstens einzelne schwache Zähnchen. Von *T. jelskii* unterscheidet sich *T. arequipensis* durch schwächere, dafür weit zahlreichere Stacheln an den Brunstschwielen und auf der Brust zwischen den Armen.

Auch die von Vellard (1955b) erwähnten Unterscheidungsmerkmale zwischen den beiden Unterarten von *T. arequipensis*, der Nominatform und *natator*, sind auf Grund seiner Tabelle (Vellard 1955b: 15) extrem fraglich. Bei einem Vergleich des eigenen Materials mit Syntypen von *T. a. arequipensis* und *T. a. natator* (MJP: Bat. 556) ließ sich kein Unterschied erkennen, der die Beibehaltung zweier Unterarten rechtfertigen könnte.

Im Leben waren die von uns beobachteten Frösche dorsal lehm- bis ockergelb mit dunklerer Marmorierung oder Fleckung und wiesen vereinzelt schwarze Punkte auf. Auf der Oberlippe waren schwarzbraune Flecken ausgebildet. Die Ventralseiten waren weiß gefärbt mit oder ohne graue Marmorierung.

Die Kaulquappen von *T. arequipensis* werden nachfolgend beschrieben. Drei Exemplare im Stadium 36—37 (nach Gosner 1960) messen 33,7—37,1 mm KRL und 78,5—95,9 mm Gesamtlänge. Der Körper ist oval, die Schnauze in Dorsalansicht rund, in Lateralansicht spitz abgestutzt. Die dorsolateralen Augen sind relativ groß (Durchmesser 2,9—3,9 mm). Die Nasenöffnungen liegen von der Schnauzenspitze etwa ⅔ so weit entfernt wie die Augen. Das posterodorsal gerichtete Spiraculum sitzt links etwa in Körpermitte. Die lange Afterröhre mündet dextral. Die sehr kräftige Schwanzmuskulatur reicht bis zum Schwanzende. Die Flossensäume sind hoch; der dorsale ist stets breiter als der ventrale, greift aber nicht auf den Körper über. In der

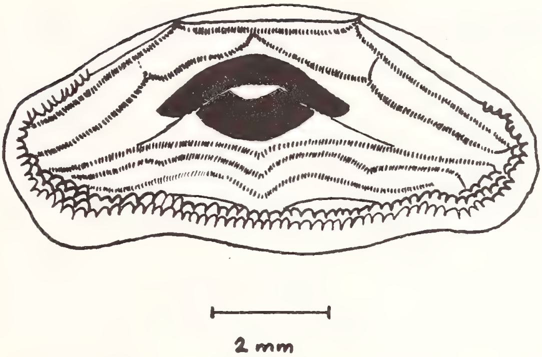


Abb. 3: Schemazeichnung der Mundöffnung einer Kaulquappe von *Telmatobius arequipensis* im Stadium 36.

Schwanzmitte ist die Muskulatur deutlich breiter als die Flossensäume. Auf unpigmentiertem Grund sind braune und blauschwarze Pigmente so angeordnet, daß eine stark retikulierte Körper- und Schwanzfärbung entsteht. Kleine gelbe Punkte können insbesondere im Bereich der Augen vereinzelt auftreten. Der Bauch ist auf unpigmentiertem Grund weiß retikuliert und glänzt stellenweise rotgold. Die Iris ist gelb oder rotbraun gefärbt. Der ventral ausgerichtete Mund nimmt etwa ⅔ der Körperbreite ein. Das Mundfeld ist in Abb. 3 schematisch dargestellt. Morphologisch ähnelt die Kaulquappe von *T. arequipensis* am stärksten der von *T. culeus* (Lavilla 1985).

Telmatobius culeus (Garman, 1875)
1 Ex. — 47: ZFMK 40130. — In 1 m Wassertiefe am Boden zwischen Binsen (*Juncus californicus*). Das 59 mm KRL messende Exemplar ist leucodermistisch, eine Erscheinung, die in manchen Populationen häufig auftritt (Vellard 1951). Das Tier entstammt einer Population, die von Vellard (1951) als *T. albiventris punensis* beschrieben wird. Als Unterscheidungsmerkmal von *T. albiventris* zu *T. culeus* gibt er nur ein im Verhältnis zur KRL kürzeren und breiteren Kopf und eine geringere Körpergröße an. Seine Tabelle auf S. 61 zeigt jedoch, daß die Kopfbreite völlig in die Variationsbreite von *T. culeus* fällt; außerdem ändert sich die relative Kopflänge bei *T. culeus* ontogenetisch (Parker 1940). Schmidt (1954) faßt im Gegensatz zu Vellard (1951) *T. albiventris* als Unterart von *T. culeus* auf. Er bezeichnet die fragliche Population aus Puno als *T. c. punensis*, ohne jedoch eine genügende Abgrenzung gegenüber der Nominatform vorzunehmen. Cannatella in Frost (1985) folgt dagegen Vellard (1951) und betrachtet *T. albiventris* als selbständige Art. Weitere Untersuchungen zur Variabilität sowie über mögliche ökologische oder geographische Isolationsmechanismen sind nötig, bevor Unterarten von *T. culeus* oder *T. albiventris* als eigene Art anerkannt werden können.

Telmatobius marmoratus pseudojelskii Vellard, 1960
15 Ex. — 37: ZFMK 36305, 39766—39779. — Tagaktiv unter Steinen in tiefen Mulden in einem 0,5—2 m breiten, tief eingeschnittenen Abschnitt eines Baches sowie

in dessen Spritzwasserbereich an algenbewachsenen Felsen. Kaulquappen fanden wir auch in einer Viehtränke. Sie hielten sich vorwiegend an bewachsenen Uferabschnitten auf. Im Januar beobachteten wir neben Kaulquappen in verschiedenen Entwicklungsstadien auch ein subadultes Exemplar. Die Adulti stimmen mit Vellards (1960a) Beschreibung überein. Nur die Lebendfärbung weicht ab: dorsal sind alle ocker gefärbt und zeigen mehr oder weniger ausgedehnte Flecken. Die Tuberkel der Flanken, Arme und Beine sind weiß. Der Bauch ist weiß bis schmutziggelb, die Schenkelunterseiten sind rotorange und die Schenkelvorder- und -hinterseiten sowie die Kehle orange. Nach dieser Ventralfärbung müßte diese Form gemäß Vellards (1951: 44) Kriterien eigentlich der Art *T. jelskii* angehören, jedoch sind die Schwanzflossensäume der Kaulquappen wie bei *T. m. marmoratus* relativ breit, während sie bei *T. jelskii* extrem schmal sind (Vellard 1951). Die südperuanischen *Telmatobius*-Formen bedürfen dringend einer ausführlichen Revision, damit ihr Status und ihre Verwandtschaftsverhältnisse sicher beurteilt werden können.

Bufonidae

Atelopus spumarius pulcher (Boulenger, 1882)
2 Ex. — 9: ZFMK 48573—4. — Beim adulten Exemplar ist das Dorsolateralband sehr breit und die braune Rückenmitte stark aufgelöst. Beim subadulten Individuum sind nur wenige helle Flecken auf der Rückenmitte vorhanden. Bei ihm sind Kehle und Bauch gelb bis auf das letzte, rötliche Körperdrittel; Hand- und Fußflächen sind ebenfalls rötlich; ungewöhnlich ist das Fehlen von Ventralflecken. Beim adulten Exemplar sind Flecken auf der Kehle sowie zwischen und hinter den Armansätzen vorhanden. Bei ihm sind Kehle und Bauch rot bis auf einen gelben Fleck hinterm Brustbeim und am Hinterbeinansatz. Die Fuß- und Handflächen sind gelb. Das Taxon *pulcher* wird von Lescure (1981) als Unterart von *A. spumarius* Cope betrachtet. Eine ausführliche Untersuchung der Variabilität dieser Art (Subspezies?) aus dem gesamten Verbreitungsgebiet steht jedoch noch aus, ohne die die taxonomische Stellung dieser Form nicht abschließend beurteilt werden kann.

Atelopus tricolor Boulenger, 1902
1 Ex. — 40: ZFMK 28103. — Bemerkungen zu diesem Syntypus siehe Böhme & Bischoff (1984).

Bufo arequipensis (Vellard, 1955)
2 Ex. — 48: ZFMK 32211—2. — Bei beiden Exemplaren ist eine helle Vertebrallinie schwach ausgeprägt. Sie wird jedoch durch die braunen Stacheln der Warzen verstärkt. Außer entlang der Vertebrallinie sind die Warzen unregelmäßig angeordnet. Durch das Vorhandensein der Vertebrallinie unterscheidet sich *B. arequipensis* von *B. spinulosus* (Vellard 1955b). Entgegen Vellards Angaben stehen die Warzen aber kaum weniger dicht als bei den im ZFMK vorliegenden *B. spinulosus*. Die beiden *B. arequipensis* stammen aus den Anden in der Gegend von Tarata, einem Gebiet, in dem Übergangsformen zu *B. spinulosus* bestehen sollen (Vellard 1955b). Cei (1972b, 1980) faßt aber *B. arequipensis* aufgrund serologischer Untersuchungen als volle Art auf, jedoch ohne auf morphologische Unterscheidungsmerkmale zu *B. spinulosus* einzu-

gehen. Eine ausführliche Revision der südperuanischen Arten der *B. spinulosus*-Gruppe, die ökologische, morphologische und serologische Merkmale berücksichtigt, erscheint angebracht (vgl. Sinsch 1990).

Bufo cophotis Boulenger, 1900
2 Ex. + 2 Skelette — 16: ZFMK 29987, 30036, 41401—2. — Am Fuße des Nevado Huandoi an mehreren Seen, in Sumpfflächen und in langsam fließenden Rinnsalen sehr häufig. Am Tage blieben die Kröten unter Steinen oder in der Ufervegetation verborgen. Im September riefen Männchen nachts ab 18.30 h und morgens bis ca. 9.00 h in 10—20 cm Wassertiefe. Die Männchen verstummten auch während eines heftigen Schneesturmes nicht. Kaulquappen wurden ebenfalls im September beobachtet. Die Fundorte liegen in 3500—4600 m, eventuell bis 4850 m NN, dehnen also die bisher angenommene Höhenverbreitung (Vellard 1959; Duellman 1979) beträchtlich aus. Bei den Männchen treten zur Paarungszeit am Praepollex und am 1. Finger erdbraune Brunstschwielen auf, etwas schwächer auch am 2. und 3. Finger. Abweichend von der Beschreibung bei Vellard (1959) waren lebende Kröten dorsal olivgrün mit zahlreichen schwarzen Punkten und feinen Strichen. An den Flanken verfloß die grüne Rücken- mit der grauen bis schwarzen Ventralfärbung. Die Arme, Beine und Flanken trugen auf der Unterseite weiße Flecken. Bei einem subadulten Exemplar waren die Bauchflecken leuchtend gelb gefärbt. Ein weißer Streif zog entlang Ober- und Unterlippe.

Bufo flavolineatus (Vellard, 1959)
12 Ex. — 18: ZFMK 27642—3; 19: ZFMK 39256—65. — In der Puna unter Steinen, auf nasser Erde oder im Gras bei oder zwischen Regenfällen tagaktiv. Jungtiere saßen auch in der Sonne. Cei (1971) trennt aufgrund immunologischer Daten *B. flavolineatus* und *B. trifolium* von *B. spinulosus* ab, vergleicht aber die ersteren beiden nicht miteinander. Sinsch (1986, 1990) betrachtet dagegen aufgrund elektrophoretischer Untersuchungen *flavolineatus* (und *trifolium*) als synonym zu *spinulosus*. Entgegen seinen Angaben von Populationen, in denen alle drei Morphen gemeinsam gefunden werden können (siehe dazu Bemerkung unter *B. trifolium*), ist in allen von uns untersuchten Populationen stets nur eine Form aufgetreten. Weiterhin lassen sich alle unsere Belegexemplare außer zwei Tieren (s. u.) deutlich einer der drei Formen zuordnen. In unserem Material unterscheidet sich *B. flavolineatus* von *B. trifolium* durch größere, stärker gewölbte Parotiden, eine sehr breit gerundete Schnauze (leicht zugespitzt bei *B. trifolium*, [Unterschied im direkten Vergleich auffällig]), eine leichte Einschnürung der Zunge direkt hinterm Ansatz am Unterkiefer (diese Einschnürung fehlt bei *B. trifolium*) und ein relativ zur Körperlänge signifikant größeres Tympanium (*B. flavolineatus*: 0,046—0,057, n = 2; *B. trifolium*: 0,027—0,047, n = 13; Mann-Whitney-U-test: $z = -2.21$, $\alpha = 0{,}04$). Die warzenartigen Erhebungen auf dem Rücken stehen außerdem wesentlich dichter und sind weniger regelmäßig angeordnet als bei *B. trifolium*. *B. flavolineatus* bleibt kleiner (max. 67 mm KRL) als *B. trifolium* (max. 80 mm KRL). Die dorsale Grundfärbung ist dunkeloliv bis graugrün, während bei *B. trifolium* braune Grundtöne vorherrschen. Die gelbe Vertebrallinie ist stets sehr deutlich, stets vollständig ausgebildet und schon bei allen Jungkröten vorhanden, während sie bei *B. trifolium* häufig aufgelöst ist und bei Jungtieren nur sel-

ten, als sehr feine Linie, auftritt. Die beiden Subadulti von Cerro de Pasco haben weniger deutliche und eine geringere Anzahl Warzen entlang der Vertebrallinie; sie nähern sich in diesem Merkmal *B. trifolium* an. Rückenfärbung und Kopfform entsprechen allerdings deutlich *B. flavolineatus*. Beide Exemplare zeigen noch starke Anklänge an die juvenile Ventralfärbung — dunkelgrauer bis schwarzer, mit weißen Flecken versehener Bauch und weiße Kehle mit grauen Flecken — während alle unsere anderen Exemplare von *B. flavolineatus* und *B. trifolium* bei dieser Größe die grauschwarze Ventralfärbung weitgehend auf das Hinterende beschränkt haben. Ungewöhnlich bei den beiden Exemplaren sind außerdem relativ deutliche rote Punkte auf den Warzen. Neben den morphologischen Merkmalen sprechen auch die deutlichen ökologischen Unterschiede der Habitate von *B. flavolineatus* (kalte Puna mit extremen täglichen, aber geringen jahresszeitlichen klimatischen Schwankungen) und *B. trifolium* (semiaride/aride, mediterrane Hochtäler mit geringeren täglichen, aber ausgeprägten jahreszeitlichen Klimaschwankungen) gegen die Hypothese, daß *B. trifolium* und *B. flavolineatus* nur das Unterartniveau erreicht haben. Auch bei peruanischen Nagern haben sich nahe verwandte Arten entlang eines entsprechenden Höhengradienten eingenischt (Patton 1990).

Bufo glaberrimus Günther, 1868
Ein Fotobeleg von El Boqueron del Padre Abad. Das adulte Exemplar wurde an einem Flußufer in der Nebelwaldzone beobachtet.

Bufo limensis Werner, 1897
1 Ex. — 23: ZFMK 29325. — Kaulquappen dieser Art fanden wir Anfang April in Lima. Cei (1971) trennt diese Art aufgrund serologischer Merkmale von *B. spinulosus* ab.

Bufo marinus poeppigii (Tschudi, 1845)
21 Ex. + 2 Larvenserien — 3: ZFMK 39235, 41398; 8: ZFMK 23980; 29: ZFMK 29988—91, 39781; 32: ZFMK 29327—8, 37923; 34: ZFMK 41842; 41: ZFMK 33336—7, 39228—9; 42: ZFMK 34249—50, 39230—34, 41399; + zahlreiche Sichtungen. — Als Kulturfolger in der Nähe von menschlichen Ansiedlungen, in Gärten und Parkanlagen, auf Weiden und in Plantagen, auf Blättern von *Eichhornia* sp. in Lagunen (Fundort 31); in Boqueron del Padre Abad entlang der Straße auch bis in Primärwald vordringend. In den Randbezirken der Städte jagten die Kröten häufig unter Straßenlaternen durch Licht angelockte Insekten. In den Städten fallen sie oft dem Straßenverkehr zum Opfer oder fangen sich in Gruben, in denen sie dann verhungern. Eine Kröte trug auf dem Kopf eine tumorartige Beule. Ein Exemplar wurde von Zecken parasitiert. Eine frischtote Agakröte beherbergte zahlreiche Zecken. Ein starker Zeckenbefall wurde auch in costaricanischen Populationen festgestellt (Mudde & van Dijk 1984). An der Plaza de Armas in Puerto Maldonado benutzten *B. marinus* und Ameiven, *Ameiva ameiva*, dieselben Hohlräume unter den Betonwegen als Verstecke: die Kröten am Tage, die Ameiven nachts und an bedeckten Tagen. Zweimal beobachteten wir Ameiven beim Verjagen einer Kröte aus dem Eingang des gemeinsamen Versteckes. Nachdem die Ameiven im Versteck verschwunden waren, nahmen die Kröten wieder ihren Platz ein. Männchen riefen im Januar und

Februar vom Rande temporärer Gewässer und aus Straßengräben ab 17.00 h, vereinzelt auch am Tage. Frisch geschlüpfte Kaulquappen fanden wir im März, Kaulquappen älterer Entwicklungsstadien von Januar bis März und Jungtiere im März. Kaulquappen bilden in der Regel Schwärme. Kein Material, aber Sichtungen liegen uns von Iquitos, der Laguna Yarinacocha bei Pucallpa und vom Ufer des Rio Tambopata bei Tres Chimbadas und Aguajalito vor. Morphologisch lassen sich die peruanischen Populationen des Amazonasbeckens als eigenständige Unterart abgrenzen (Henle 1986).

Bufo spinulosus Wiegmann, 1835
7 Ex. + 1 Kaulquappenserie — 37: ZFMK 39418—23; ??41: ZFMK 42566; 47: Fotobelege. — Ein Alttier in einer Bucht des Titicacasees etwa 20 m vom Ufer entfernt (Fundort 47). Jungkröten fanden wir im Januar im nassen Uferbereich einer Viehtränke (Fundort 37). Kaulquappen in den letzten Stadien vor der Metamorphose trafen wir im August und im Januar an. Nach Fernandéz (1926) erstreckt sich die Fortpflanzungszeit auf das ganze Jahr, jedoch mit Schwerpunkt zur Regenzeit. Alle Jungtiere waren dorsal einheitlich schwarz. Diagnostisch für *B. spinulosus* fehlt auch den Adulti jede Andeutung eines hellen Vertebralstreifens. Im Unterschied zu *B. flavolineatus* und *B. trifolium* sind bei *B. spinulosus* alle Rückenwarzen sehr klein, völlig unregelmäßig angeordnet und tragen maximal zwei, meist jedoch nur einen Tuberkel. Zur Taxonomie der *spinulosus*-Gruppe siehe Bemerkungen unter *B. flavolineatus.*

Außergewöhnlich ist Puerto Maldonado als Fundort, da *B. spinulosus* bisher nur aus dem hochandinen Bereich bekannt ist, und die ganze *spinulosus*-Gruppe im Amazonasbecken fehlt (Vellard 1959). Eine Fundortverwechslung liegt daher nahe. Allerdings hat der Sammler, E. Lenckenhoff, umfangreiches Material aus der Umgebung von Puerto Maldonado zusammengetragen, dagegen liegt von ihm kein weiteres Material aus dem bekannten Verbreitungsgebiet von *B. spinulosus* vor. Trotzdem sollte dieser Fundort ohne weiteres Belegmaterial nicht akzeptiert werden.

Bufo trifolium Tschudi, 1845
22 Ex. + 2 Kaulquappenserien — 35: ZFMK 39236—50; 36: ZFMK 39251—4, 41400; Huanuco: ZFMK 50893—6. — Am Rande eines Wasserreservoirs, in Anbauflächen (Leguminosen, Mais), zwischen Ruinensteinen und im Schotterbett des Rio Higueras. Bis zu fünf Kröten bezogen ein gemeinsames Versteck. Jungtiere waren tag- und nachtaktiv, Adulti nachtaktiv und nur bei Nieselregen auch am Tage. Während Sinsch (1990) anhand von elektrophoretischen Untersuchungen dieses Taxon als synonym zu *B. spinulosus* betrachtet, trennt Cei (1971) aufgrund serologischer Merkmale diese Art von *B. spinulosus.* Bei den Belegexemplaren von Sinsch, an denen die elektrophoretischen Untersuchungen durchgeführt wurden (ZFMK 50893—6), handelt es sich jedoch ausschließlich um morphologisch eindeutig *B. trifolium* zurechenbare Individuen, was die geringen elektrophoretischen Unterschiede zwischen seinen Morphen erklärt. (Die von ihm verwendeten Zeichnungselemente sind nicht diagnostisch für die Taxa der *spinulosus*-Gruppe). Bei *B. spinulosus* fehlt die Vertebrallinie, während sie bei *B. trifolium* breit und deutlich, allerdings oft aufgelöst, ist und sich hinter den Augen stets verbreitert. Außerdem stehen bei *B. trifolium* die Rückenwarzen in regelmäßigen Längsreihen. Bei der ähnlichen *B. arequipensis* ist eine Vertebral-

linie ebenfalls vorhanden, allerdings nur schwach ausgebildet; außerdem stehen bei ihr, wie bei *B. spinulosus*, die Rückenwarzen nicht in regelmäßigen Längsreihen. Bei ZFMK 50896 sind die Tympani äußerlich nicht erkennbar, bei ZFMK 39241 ist das rechte nur undeutlich ausgebildet. Bei ZFMK 50896 ist die linke Hand ectrodactyl.

Kaulquappen von *B. trifolium* waren bisher unbekannt. Eine Kaulquappe im Stadium 33 (nach Gosner 1960) mißt 9,1 mm KRL und 13,3 mm SL. Der Körper ist geringfügig breiter als hoch. Die Schnauze ist breit gerundet, im Seitenprofil leicht zugespitzt. Die Augen liegen dorsolateral. Das in Körpermitte liegende, ventrolaterale Spiraculum zeigt gerade nach hinten. Der Analtubus öffnet zur rechten Seite. Die schlanke Schwanzmuskulatur endet vor dem Schwanzende. Der ventrale Flossensaum ist etwa so hoch wie die Schwanzmuskulatur, der dorsale wesentlich höher und erstreckt sich geringfügig auf den Körper. Der Mund liegt anteroventral. Abbildung 4 gibt die Merkmale der Mundöffnung schematisch wieder. Der Körper ist dorsal braun bis schwarzbraun gefärbt und ventral unpigmentiert. Der Schwanz ist gelbbraun; die Flossensäume sind nur geringfügig fein braun punktiert.

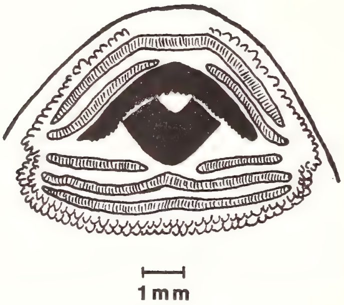


Abb. 4: Schemazeichnung der Mundöffnung einer Kaulquappe von *Bufo trifolium* im Stadium 33.

Bufo typhonius-Komplex

14 Ex. — 4: ZFMK 39220—1; 13: ZFMK 41492; 29: ZFMK 39222—5; 30: ZFMK 39226—7; 44: ZFMK 39216—9; Andenausläufer: ZFMK 35825. — Im Primärwald zwischen Fallaub, Rindenstücken oder vor Höhlungen an Brettwurzeln (Fundorte 4, 30, 44) sowie auf Fahrwegen (Fundort 4). Die Kröten waren meist tagaktiv, in Boqueron del Padre Abad allerdings vorwiegend nachtaktiv auf bis 75 cm hohen Sträuchern oder Steinen am Rande eines Bächleins. Hier riefen Männchen im März von Pflanzen sowie von Holzstücken, die in der Uferzone oder über tieferem Wasser trieben. Die Rufe setzten ab 18.30 h ein und dauerten mindestens bis 2.00 h. Der Ruf entsteht beim Auspressen der Luft vom Körper in die Schallblase. Die rufenden Männchen waren auf mehrere Gewässer verteilt. Massenkonzerte, wie sie für „*B. typhonius*" aus anderen Gebieten bekannt sind (z. B. Zimmerman & Bogart 1988) oder größere Ansammlungen laichender Paare fehlten; allerdings bestehen zwischen

den verschiedenen Arten des *B. typhonius*-Komplexes deutliche Unterschiede im Fortpflanzungsverhalten (Hoogmoed 1991). So laichen beispielsweise ecuadorianische Populationen ganzjährig ab (Crump 1974; Duellman 1978). Kotproben eines Exemplars aus El Boqueron enthielten kleine ($\bar{x}$ = 5,9 mm; n = 8) Insekten, vorwiegend Käfer (Cucurlionidae u. a.) und Ameisen.

Die in der Literatur bisher als *B. typhonius* bezeichneten Kröten Südamerikas stellen einen bisher noch ungenügend geklärten Problemkreis mehrerer eigenständiger Arten dar (Hoogmoed 1991), die aufgrund einer fehlenden Revision derzeit nicht bestimmbar sind. Unser Material umfaßt mindestens zwei Arten, wobei die Tiere aus El Boqueron möglicherweise der Art *B. roqueanus* angehören. Das vorliegende Material wird derzeit von M. S. Hoogmoed für eine Revision des *B. typhonius*-Komplexes bearbeitet.

Dendrobatidae

Die Stammesgeschichte der Dendrobatiden ist erst in Ansätzen bekannt. Wir folgen bezüglich der Gattungen den neueren Auffassungen von Myers (1987) und Zimmermann & Zimmermann (1988), sind aber der Meinung, daß sie die tatsächlichen stammesgeschichtlichen Verhältnisse noch nicht befriedigend darstellen.

Colostethus nexipus Frost, 1986
23 Ex. — 12: ZFMK 40172; 13: ZFMK 41494—5; 15: ZFMK 34278—87. — Bergwälder in 500—800 m NN bilden den Lebensraum dieser Frösche (Kneller 1983). Alle Exemplare wurden am „Straßenrand" (vermutlich in Straßengräben) gefangen. Diese Art ist bisher nur nach fünf Typusexemplaren aus Ecuador bekannt (Frost 1986). Unsere Frösche messen im Durchschnitt 20,8 mm (19,3—22,9 mm; n = 21) KRL. Das Verhältnis Tibialänge/KRL beträgt im Mittel 0,549 (0,524—0,587; n = 21). Abweichend zu der Beschreibung durch Frost (1986) fehlt einzelnen Individuen die Supratympanalfalte. Das Tympanum ist etwa ¼ so groß wie der Augendurchmesser. Der Rücken weist große helle Flecken oder ausgeprägte helle Marmorierung auf, die ebenso ausgedehnt sein kann wie die dunkle Grundfarbe. Der Lateralstreifen kann ohne Unterbrechung von oberhalb des Armansatzes bis zur Hüfte ziehen. Bei manchen Fröschen befinden sich unterhalb des Lateralstreifens einzelne weiße Flecken. Der Bauch ist entweder einheitlich weiß oder mit feiner hellbrauner Pigmentierung gezeichnet.

Colostethus sp. 1
9 Ex. — 36: ZFMK 41364—72. — In einer kleinen Pfütze in einem weitgehend trockenen Bewässerungsgraben. Männchen riefen um 16.00 h unmittelbar nach dem Ende eines leichten Regenschauers. Alle beobachteten Männchen hatten Rufstandorte auf nacktem Boden am Rande von Tümpeln eingenommen. Wir vernahmen außerdem mehrere Frösche aus Gebüsch im Schotterbett des Rio Higueras. Rufende Exemplare waren deutlich dunkler gefärbt als stumme Individuen. Diese bisher unbeschriebene Art ist einer zur Zeit von Ford bearbeiteten neuen Art sehr ähnlich.

Colostethus sp. 2
3 Ex. — 13: ZFMK 41488—90. — Diese Art ist vermutlich noch unbeschrieben.

Dendrobates fantasticus Boulenger, 1884
12 Ex. — 11: ZFMK 46442; 12: ZFMK 40737; 13: ZFMK 41496–503; ohne Daten: ZFMK 52337–8. — Kneller (1983) berichtet über den Lebensraum der von ihm gesammelten Frösche. Diese Form wird von Myers (1982) in Artrang erhoben, sie unterscheidet sich von *D. quinquevittatus*, *D. imitator* und *D. variabilis* durch eine metallisch rote Grundfarbe und von *D. reticulatus* durch einen hellen Fleck, der die ganze Kehle einnimmt, sowie durch schwarze Flecken am Bauch und eine größere KRL.

Dendrobates imitator Schulte, 1986
19 Ex. — 11: ZFMK 46438–41, 46443; 12: ZFMK 51237; 13: ZFMK 41504–6; 14: ZFMK 40726–31, 40733–6. — Kneller (1982) (als *D. reticulatus*) und Schulte (1986) beschreiben den Lebensraum und die Biologie dieser Frösche. Bei allen Exemplaren sind die Seitenstreifen netzförmig mit dem Rücken verbunden. Die Rückenstreifen sind bei sieben Individuen außerdem zu einem Netz verschmolzen.

Dendrobates reticulatus Boulenger, 1884
10 Ex. — 5: ZFMK 40713–22. — Zur Verbreitung in Peru siehe Myers (1982).

Dendrobates variabilis Zimmermann & Zimmermann, 1988
1 Ex. — 13: ZFMK 40732. — Der Lebensraum besteht aus Bergwald (Kneller 1983 — als *D. quinquevittatus*). *D. variabilis* wird von Caldwell & Myers (1990) in die Synonymie von *D. ventrimaculatus* gestellt, wobei sie die ungenaue Festlegung der Terra typica für diese Art kritisieren und die Beschreibung als unzureichend betrachten. Sie betrachten allerdings ihren *D. ventrimaculatus* als einen Artenkomplex, der einer ausführlichen Revision bedarf. Zu diesem Artenkomplex gehört auch *D. imitator*. Unverständlich bleibt, warum Caldwell & Myers (1990) *variabilis* mit *ventrimaculatus* synonymisieren, nicht aber *imitator*, dessen Beschreibung und Diagnose kaum besser ist als die von *variabilis*. Wir sind der Meinung, daß konsequenterweise beide synonymisiert oder anerkannt werden sollten, wobei wir hier letztere vorziehen. Caldwell & Myers (1990) beklagen zu Recht die ungenaue Festlegung der Terra typica. Artenschutzgründe haben Zimmermann & Zimmermann (1988) dazu veranlaßt. Während wir im Prinzip dieses Argument als wichtig erachten, sind wir jedoch der Meinung, daß Amphibien durch direkte Verfolgung zwar lokal dezimiert werden können, aber nicht von der Ausrottung bedroht sind; vielmehr stellt die Veränderung ihres Lebensraumes die Hauptgefährdung dar (Henle & Streit 1990). Eine wesentliche Voraussetzung für einen erfolgreichen Artenschutz besteht aber darin, daß Arten eindeutig bestimmt werden können, wozu eine ausreichende taxonomische Bearbeitung notwendig ist. Diese ist jedoch gerade bei taxonomisch schwierigen Arten auf eindeutige Terra typica-Angaben angewiesen. Daher restringieren wir hier die Terra typica auf km 27 der Straße von Tarapoto nach Yurimaguas, von dem das vorliegende Tier, ein Teil der Paratypenserie, stammt.

Epipedobates azureiventris (Kneller & Henle, 1985)
6 Ex. — 13: ZFMK 41507–11, 48570. — Kneller & Henle (1985) und Kneller (1987) beschreiben den Lebensraum und die Fortpflanzung dieses Typus- und topotypischen

Materials. Nach dem Revierverhalten der Männchen und Weibchen, dem Bewachen des Geleges durch Männchen und dem Larventransport gehört diese Art gemäß den ethologischen Kriterien von Zimmermann & Zimmermann (1988) zur *pictus*-Gruppe innerhalb der Gattung *Epipedobates*, wohin sie auch von Myers (1987) gestellt wird. Dagegen besitzt *E. azureiventris* im Gegensatz zu den restlichen Arten der *pictus*-Gruppe einen Trillerruf, und nur bei ihm fehlen Männchen bei der Eiablage. Diese beiden ethologischen Merkmale treten bei den Arten der Gattung *Phyllobates* auf (vgl. Kneller 1987; Zimmermann & Zimmermann 1988), in die *azureiventris* bei seiner Beschreibung aufgrund morphologischer Merkmale gestellt wurde (Kneller & Henle 1985). Zoogeographische Gründe sprechen dagegen wieder eher für eine Zugehörigkeit zur *pictus*-Gruppe als zur Gattung *Phyllobates* (siehe Kneller & Henle 1985; Zimmermann & Zimmermann 1988). Eine ausführliche ethologische, morphologische und biochemische Untersuchung von *azureiventris* ist nötig, bevor eine Zugehörigkeit zur Gattung *Epipedobates* gesichert werden kann.

Epipedobates cainarachi Schulte, 1989
2 Ex. — km 28 der Straße Tarapoto—Yurimaguas, nahe Fundort Nr. 13. — Schulte (1987) berichtet über den Lebensraum dieser Art (als *Dendrobates zaparo*). Jungfer (1989) bemerkt als erster, daß es sich bei diesen Fröschen um eine neue Art handelt, die er in einer Revision rotrückiger Dendrobatiden nach dem vorliegenden Material als *E. ardens* beschreibt. Schultes Beschreibung als *E. cainarachi* erscheint jedoch vor Jungfers Revision (Jungfer, pers. Mitt.).

Epipedobates petersi (Silverstone, 1976)
3 Ex. — 30: ZFMK 41383—5. — Im Primärwald nachtaktiv auf einem Blatt in 20 cm Höhe überm Boden sowie in Gruben entlang einer Straße.

Epipedobates pictus (Duméril & Bibron, 1841)
63 Ex., 2 Larvenserien + 1 Gelege — 3: ZFMK 41387—8; 9: ZFMK 40742—3, 46444—6; 13: ZFMK 41485; 29: ZFMK 30037—54, 37892—913, 39854—70; 43: ZFMK 41389. — Im Primärwald in der Krautschicht bis 1,2 m über dem Boden. Alle von uns gefangenen blaubäuchigen Exemplare (Fundorte 3 und 43) saßen nachts frei auf Bäumen und waren möglicherweise aktiv. Die rotbäuchige Population in Boqueron del Padre Abad war dagegen ausschließlich tagaktiv. Diese Population bewohnt feuchte Bereiche am Straßenrand, in Primär- und Sekundärvegetation am Fuße von Felswänden sowie in Schotterbetten von Bergbächen; eigentliche Kulturlandschaft meidet sie. Im Spritzwasserbereich überhängender Felsen treten die Frösche in besonders hohen Dichten auf. Regelmäßig riefen Männchen in <1 m Abstand voneinander. Im März und September beobachteten wir gleichzeitig rufende Männchen, Larven transportierende Alttiere (Männchen?), Kaulquappen in verschiedenen Entwicklungsstadien sowie Jungtiere. Es besteht also eine ausgedehnte Fortpflanzungszeit; nach Crump (1974) findet sie ganzjährig statt. Ein Gelege enthielt 17 Eier. Aichinger (1991 a) berichtet von 2—16 gleichzeitig von Weibchen oder Männchen transportierten Larven. Kaulquappen wurden in von Spritzwasser gebildeten Pfützen und Rinnsalen abgesetzt. Alle Exemplare weisen das Zeichnungsmuster 5 von Silverstone (1975) auf. Die Boqueron-Population weicht von allen anderen bekannten *pictus*-

Populationen aber durch einen metallisch dunkelgrün/schwarz gefleckten Rücken und rot/schwarz marmorierte Ventralseiten ab — die Ventralseiten scheinen sexualdimorph zu sein: rosa bei Weibchen, weinrot bei Männchen. Außerdem ist der proximoventrale Schenkelfleck häufig orange. Eine Beschreibung als selbständige Art oder Unterart scheint uns wegen der großen Variation von *E. pictus* ohne ausführliche etho-ökologische und morphologische Untersuchungen an einem umfangreichen Material aus dem gesamten Verbreitungsgebiet nicht angebracht.

Nach der Metarmorphose messen Jungtiere der Boqueron-Population 10,5—11,1 mm (n = 3) KRL. Der Rücken ist noch ungefleckt und das Tympanum undeutlich. Dorsolateralstreifen, Hüft- und Schenkelflecken sowie die Bauchzeichnung sind nur bei einem Individuum angedeutet. Bei den Kaulquappen fielen keine Abweichungen zu der Beschreibung bei Lescure (1976) auf.

Epipedobates tricolor (Boulenger, 1899)
5 Ex. — ?15: ZFMK 34288—92. — Silverstone (1976) faßt die nordperuanischen Frösche als eigene Art, *E. anthonyi*, auf und bezieht den Namen *E. tricolor* nur auf die nördlich sich anschließenden Populationen. Als Unterscheidungsmerkmale nennt er die kleinere KRL und die weißen Knochen von *E. anthonyi*. Zwei uns vorliegende Exemplare (ZFMK 32033—4) aus Ecuador, dem Verbreitungsgebiet echter *E. tricolor*, besitzen weiße Knochen, erreichen aber mit 24,1—24,8 mm KRL die Größe großer *E. anthonyi*. Weiterhin wurden Bastarde von *E. anthonyi* und *E. tricolor* ohne Einschränkung der Fertilität schon in der zweiten Generation nachgezüchtet (H. Zimmermann, mündl. Mitt.). Wir fassen daher *E. anthonyi* als Synonym von *E. tricolor* auf.

Der cis-andine Fundort bei Tarapoto muß als fraglich eingestuft werden, da *E. tricolor* bisher nur trans-andin bekannt ist. Obwohl der Sammler, M. Kneller, Tarapoto mehrfach aufgesucht hat, nicht aber die Provinz Piura und Tumbes, bleibt eine Verwechslung in der umfangreichen Sammlung lebender Dendrobatiden des Sammlers nicht völlig ausgeschlossen. Jedenfalls darf ein cis-andines Vorkommen erst nach weiteren Nachweisen als gesichert gelten.

Epipedobates zaparo (Silverstone, 1976)
1 Ex. — 4: ZFMK 41386. — Tagaktiv auf rotem Lateritboden und zwischen Fallaub im Primärwald. Durch seine Färbung ist *E. zaparo* auf diesem Untergrund ausgesprochen kryptisch. *E. zaparo* wird schon von Harding (1983) in seiner Liste peruanischer Amphibien aufgeführt, allerdings ohne Quellenangaben und vermutlich weil er vom Rio Pastaza beschrieben wurde, wo er aber bisher nur auf ecuadorianischem Gebiet bekannt war. Auch Schulte (1987) erwähnt diese Art für Peru. Bei seinen Beobachtungen handelt es sich jedoch um *E. cainarachi* (Jungfer 1989 — [als *E. ardens*, siehe Bemerkung bei dieser Art]). Unser Exemplar ist der erste sichere Nachweis für Peru; er wurde bereits von Jungfer (1989) in seiner Revision rotrückiger *Epipedobates* berücksichtigt. *E. zaparo* ist nach Pyburn (1981) nahe verwandt mit *Allobates femoralis*, der von Zimmermann & Zimmermann (1988) aufgrund ethologischer Daten in eine eigene Gattung gestellt wird. Diesen Autoren lagen keine Verhaltensbeobachtungen von *E. zaparo* vor, weswegen sie ihn in ihrer neuen Gattungseinteilung nicht berücksichtigen. Jungfer (1989) weist auf Ähnlichkeiten der Rufe von

E. zaparo mit anderen Arten der Gattung *Epipedobates* hin und kommt zu dem Schluß, daß beim bisherigen Wissensstand keine verläßlichen Aussagen über die Verwandtschaft mit anderen Arten der Gattung *Epipedobates* und mit *A. femoralis* möglich sind.

Phobobates bassleri (Melin, 1941)
21 Ex. — 10: ZFMK 40738—41; 11: ZFMK 46423—35; 15: ZFMK 34274—7. — Schulte (1981) berichtet über die Brutbiologie der Populationen, aus denen das vorliegende Material stammt. *P. bassleri* unterscheidet sich von der nahe verwandten Art *P. trivittatus* durch das Vorhandensein von Maxillar- und Praemaxillarzähnen (Melin 1941; Silverstone 1976) sowie durch eine feinere Körnung des Rückens (Schulte 1981) Die Bezahnung ist bei zwei Exemplaren unseres Materials nur schwach ausgebildet und bei einem weiteren Individuum fast nicht erkennbar. Die Rückenkörnung kann nur bei Vorliegen von Vergleichsmaterial zur Unterscheidung herangezogen werden, zumal beide Arten in diesem Merkmal leicht überlappen. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal kann jedoch die Zeichnung herangezogen werden. Bei *P. bassleri* ist der Bauch meist zu mehr als 50 % grob retikuliert (Abb. 5c), bei *P. trivittatus* dagegen meist zu weniger als 50 % mit großen hellen Flecken versehen (Abb. 5d). Auch ist der Dorsolateralstreif bei *P. trivittatus* stets deutlich (vgl. Abb. 5b) und besonders im Leben wesentlich heller als die Rückenmitte. Weiterhin besitzt *P. bassleri* einen relativ breiteren Kopf: die Kopfbreite gemessen als breitester Abstand zwischen den Augendeckeln dividiert durch die KRL reicht bei *P. bassleri* von 0,29—0,34 ($\bar{x}$ = 0,31 ±0,02; n = 17), bei *P. trivittatus* von 0,24—0,30 ($\bar{x}$ = 0,26 ±0,02; n = 15); der Unterschied ist hoch signifikant (U-Test: $\alpha < 10^{-5}$). Schließlich erreicht *P. bassleri* nur eine geringere Größe (31,5—36 mm, $\bar{x}$ = 33,3 mm; n = 17) als *P. trivittatus*: (37,5—45,5 mm, $\bar{x}$ = 40,4 mm; n = 15).

Phobobates silverstonei (Myers & Daly, 1979)
74 Ex., 2 Kaulquappen + 1 Kaulquappenserie — 27: ZFMK 27636—9, 29091—2, 34264—71, 35708—56, 40707—11. — Die Larvenserie vom Rücken eines Männchens umfaßt 11 Individuen. Lüling (1972, 1974b) und Schulte (1979) beschreiben das Habitat der von ihnen gesammelten Frösche. Weitere ausführliche Angaben machen Myers & Daly (1979).

Phobobates trivittatus (Spix, 1824)
24 Ex. + 1 Larvenserie — 9: ZFMK 40723—5; 11: ZFMK 46436—7; 12: ZFMK 51235—6; 13: ZFMK 41843; 15: ZFMK 34272—3; 30: ZFMK 41274—82; 32: ZFMK 41373; 34: ZFMK 32588—91. — Im Primärwald tags und am Fundort 30 auch mehrfach nachts auf Blättern frei sitzend, möglicherweise aktiv, angetroffen. Die Frösche waren sehr zahlreich in Gruben am Rande einer Straße durch Regenwald; die Männchen suchten sie möglicherweise gezielt zum Ablegen der Larven auf. Ein Männchen trug zehn, ein weiteres 14 Larven auf dem Rücken. Dies liegt im Bereich, der von Silverstone (1976) angegeben wird. Dagegen zählte Aichinger (1991a) in Panguana 21—46 Larven. Ob dieser Unterschied nur den Larventransport betrifft oder mit verschiedenen Fortpflanzungsraten der betreffenden Populationen verbunden ist, wäre

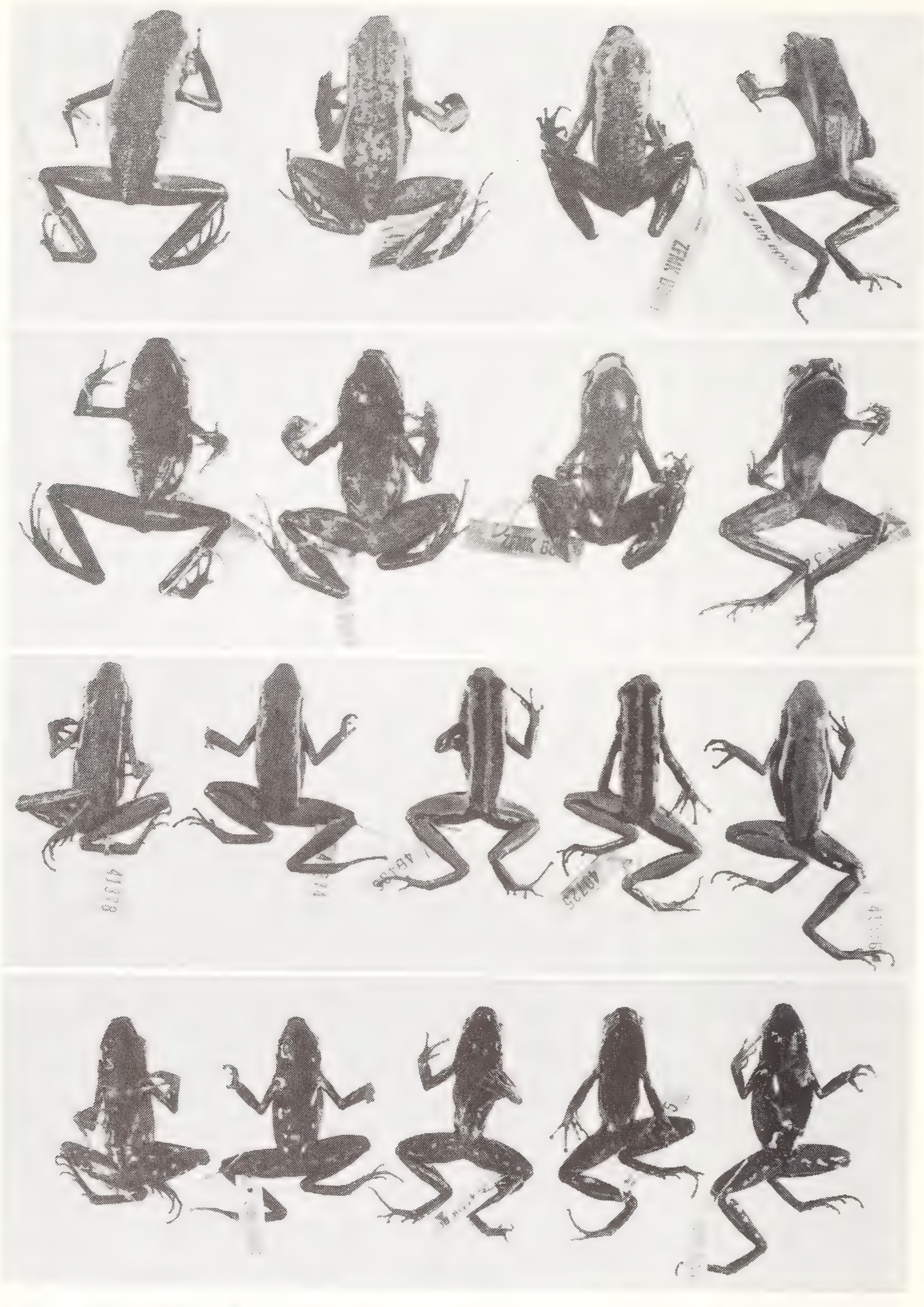


Abb. 5: Artspezifische Unterschiede zwischen *Phobobates bassleri* (oben) und *P. trivittatus* (unten) in der Rücken- und Bauchzeichnung. Zu beachten ist die unterschiedliche Ausprägung der Dorsolateralstreifen und der hellen Ventralzeichnung.

von großem theoretischen Interesse, kann aber erst nach ausführlichen Freilanduntersuchungen geklärt werden. Zur Unterscheidung von der nahe verwandten Art *P. bassleri* siehe unter dieser Art und Abbildung 5.

Pseudidae

Pseudis paradoxa (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — 42: ZFMK 34253. — Dieser Erstnachweis für Peru kann am ehesten der in Bolivien verbreiteten Unterart *P. p. occidentalis* zugeordnet werden. Geringfügige Unterschiede gegenüber Gallardos (1961) Beschreibung bestehen jedoch. Die Supratympanalfalte ist nur sehr schwach ausgebildet und überdeckt nur auf einer Seite einen kleinen Teil des Tympanums. Die Rückenzeichnung besteht nur aus zwei statt aus vier Streifen, jedoch sind im Sakralbereich seitlich noch zwei zusätzliche Flecken vorhanden. Am stärksten weicht die Ventralzeichnung ab. Kehle und Bauch sind auffällig graubraun gefleckt, während sie bei allen bisher bekannten *P. p. occidentalis* stets ungefleckt sind.

Hylidae

Gastrotheca marsupiata (Duméril & Bibron, 1841)
7 Ex. + 13 Kaulquappen — 22: ZFMK 45392—3; 35: ZFMK 39271—86; 38: ZFMK 28568; 39: ZFMK 36301—2. — Die Abancay-Exemplare fanden wir auf Kulturflächen. Ein Individuum verbarg sich tags in einem Zingiberaceen-Blatt. Zwei Frösche waren nachts an einem Wasserreservoir aktiv. Kaulquappen beobachteten wir in einem 5 x 2 m großen, 20—40 cm tiefen, fast vegetationslosen Wasserbecken mit 1 m hohen Steilwänden. Ein Weibchen mit Eiern (Larven?) in der Rückentasche wurde im September (auf 4820 m NN) gesammelt, ein weiteres fanden wir im Januar (auf 2500 m NN). Kaulquappen in den Stadien 40—45 (nach Gosner 1960) fingen wir ebenfalls im Januar. Nach Duellman & Maness (1980) dauert die Laichzeit von November bis Januar, nach Sinsch (1990) von Oktober bis März.

Die Kaulquappen werden nachfolgend erstmals beschrieben. ZFMK 39286 im Stadium 40 mißt 18,1 mm KRL und 35 mm SL. Der längsovale Körper besitzt eine runde Schnauze. Die Nasenöffnungen liegen etwa in der Mitte zwischen Augen und Schnauzenspitze. Die kleinen Augen sind dorsolateral gerichtet. Das Spiraculum ist schon resorbiert. Der ventrale Mund nimmt etwa ⅔ der Körperbreite ein. Abbildung 6 gibt das Mundfeld schematisch wieder. Dorsaler und ventraler Schwanzsaum sind auf Höhe der Schwanzmitte etwa gleich breit und etwa ⅔ so hoch wie die Muskulatur. Der dorsale Schwanzsaum greift nicht auf den Körper über. Das Schwanzende ist abgerundet. Im Leben waren ca. 5 % der Kaulquappen hellbraun, die restlichen dunkelbraun; in Alkohol sind sie graubraun. Wenige dunklere Dorsalflecken sind schwach ausgebildet. Der Schwanz ist braun gefärbt. Die Schwanzsäume sind fein braun pigmentiert, der dorsale dicht und der ventrale aufgelockert. Die weißlichen Ventralseiten werden postrad heller.

Die Adulti sind sehr variabel und umfassen vermutlich zwei Arten. Die beiden Individuen vom Hualla-Hualla-Paß (ZFMK 36301—2) besitzen eine in Dorsalansicht scharf zugespitzte, in Lateralansicht runde, die übrigen Exemplare dagegen eine dor-

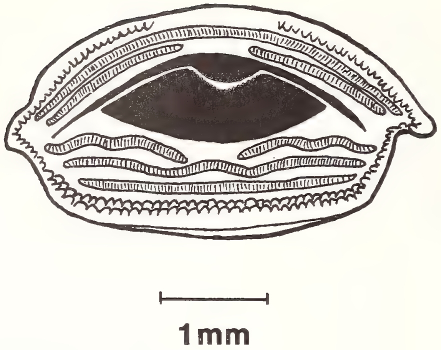


Abb. 6: Schemazeichnung der Mundöffnung einer Kaulquappe von *Gastrotheca marsupiata* im Stadium 40.

sal scharf gerundete und lateral abgestutzte Schnauze. Außerdem fehlt ersteren beiden Exemplaren eine Tarsalfalte, die bei den übrigen Tieren vorhanden ist und bei der Art generell ausgeprägt sein soll (Duellman & Fritts 1972). Weiterhin sind ihre Finger und Zehen deutlich kürzer als bei den übrigen Exemplaren: die Finger erreichen bei ihnen 23—24 % der KRL gegenüber 28—30 % bei ZFMK 39271—2. Auch der Interorbitalabstand ist geringer (9 % der KRL gegenüber 10—11 %). Weiterhin sind Schenkel, Tibia und Tarsen bei ZFMK 36301—2 deutlich kürzer als bei den übrigen Fröschen, und die Zehen besitzen nur bei letzteren einen deutliche Saum. Außerdem fehlt die Dorsolateralfalte bei ZFMK 36301—2, und der helle Lippenstreif ist nur schwach ausgebildet. Ein Postorbitalstreif ist bei ZFMK 36302 nicht vorhanden, aber auch bei ZFMK 39271 nur angedeutet. Schließlich fehlt die für *G. marsupiata* charakteristische T-förmige Zeichnung zwischen den Augen bei ZFMK 36302; dieser Frosch besitzt allerdings Flecken auf den Augen und auf dem Rücken.

Gastrotheca peruana (Boulenger, 1900)
4 Ex. — 17: ZFMK 29992; 19: ZFMK 39268—70. — In feuchter Puna. ZFMK 29992, ein Jungtier, war tagaktiv, die Adulti dagegen unter Steinen verborgen. Auffallend ist die Konvergenz in Zeichnung, Färbung und Gestalt mit der in Junin syntopen *Pleurodema marmorata.* Die beiden Arten wurden im selben Habitat angetroffen, benutzten allerdings nie gemeinsame Verstecke.

Hyla acreana Bokerman, 1964
1 Ex. — 42: ZFMK 40155. — Auf einem Orangenbaum in 2 m Höhe nachts aktiv. Das Exemplar ist erst der zweite Nachweis dieser seltenen Art aus Peru.

Hyla aperomea Duellman, 1982
19 Ex. — 29: ZFMK 39323—41. — Im Nebelwald am Fuße eines Steilhanges. Diese Art war nur in strömendem Regen nachts ab 20.00 h aktiv; bei leichtem Regen und

an regenlosen Tagen fanden wir sie nie. Männchen riefen am Rande eines ca. 15 m² großen Tümpels aus der Ufervegetation. Bevorzugte Rufwarten waren große Blätter unmittelbar über dem Wasser, doch riefen manche Männchen auch von einer Felswand bis 3,5 m über dem Tümpel. Paarbildung beobachteten wir jedoch nur auf großen Blättern unmittelbar über dem Wasser in maximal 50 cm Höhe. Auf diesen Blättern fand auch der Amplexus statt. Im Transportbeutel legten drei Weibchen 10, 19 und 34 Eier ab. Die bisher nur nach fünf Exemplaren aus der Cordillera Azul bekannte Art (Duellman 1982a) variiert in der Ausprägung der Rückenzeichnung stark. Das dunkle Interorbitaldreieck löst sich bei einem Individuum völlig in Punkte auf; bei zwei Exemplaren sind die postralen Äste nur sehr kurz. Zwei Frösche sind kaum, fünf weitere extrem kontrastreich gefärbt. Die 0—10 ($\bar{x}$ = 1,7) weißen Rückenflecke sind meist sehr klein. Bei drei Tieren fehlen dunkle, posterolaterale Flecken. Die KRL beträgt 15,5—23,6 ($\bar{x}$ = 19,6) mm.

Hyla bifurca Andersson, 1945
7 Ex. — 3: ZFMK 39721—6, 40160. — In der Vegetation ruderaler Standorte mit zahlreichen temporären Gewässern in 0,3—1,5 m über dem Boden. Cyperaceen überwiegen an diesen Standorten. Duellman (1974a) listet weitere Fundorte in Peru auf.

Hyla boans (Linnaeus, 1758)
1 Ex. — 42: ZFMK 35909. — Ein Männchen mit 107 mm KRL.

Hyla brevifrons Duellman & Crump, 1974
3 Ex. — 3: ZFMK 40157—9. — Nachts auf feuchten Ruderalflächen. Aichinger (1987b) dokumentierte fotografisch die Fortpflanzung peruanischer Tiere.

Hyla fasciata Günther, 1859
5 Ex. — 29: ZFMK 41403—06; 44: ZFMK 41407. — In Primärwald und an dessen Rand auf ruderalen Schilfflächen; bis 1,25 m über dem Boden. Entgegen den Angaben von Duellman (1973) fehlen unserem Jungtier (ZFMK 41407) dunkle Flecken auf den Schenkelvorder- und -hinterseiten sowie an Bauch und Flanken. In Peru sind nur wenige Fundorte aus den amazonischen Andenausläufern bekannt (Duellman 1973).

Hyla lanciformis lanciformis (Cope, 1870)
9 Ex. — 3: >10 Sichtungen; 25: ZFMK 29995—7; 30: ZFMK 39298—301; 42: ZFMK 33335, 39297. — Nachts auf feuchten Ruderalflächen (Fundort 30), in Sümpfen auf Araceen-Blättern in 0,5—2 m Höhe (Fundort 25), aber auch am Rande von Siedlungen (Fundort 3). Ein im Januar gefundenes laichreifes Weibchen (ZFMK 39297) schlief am Tage offen inmitten einer Weide; Männchen riefen im Februar und März.

Hyla leucophyllata (Beireis, 1783)
(Zur korrekten Schreibweise des Autors siehe Böhme 1981).
8 Ex. + 1 Kaulquappe — 3: ZFMK 39716—20, 39735, 41413; 41: ZFMK 35829—30. — Auf feuchten Ruderalflächen (Fundort 3) und Wiesen (Fundort 41). Kaulquappen lebten in einem 5 x 4 m großen, 30 cm tiefen Tümpel solitär zwischen Fallaub und

Gebüschzweigen; vereinzelt kamen sie an die Wasseroberfläche. *H. leucophyllata* war in Andoas mit allen Arten der *leucophyllata*-Gruppe vergesellschaftet und trat auch mit *H. sarayacuensis* an allen Gewässern gemeinsam auf. Auf der gesamten Ruderalfläche überwog an manchen Tagen eindeutig *H. leucophyllata*, an anderen Tagen *H. sarayacuensis*. In Ecuador schließen sich dagegen die beiden Arten im gleichen Habitat völlig aus (Duellman 1978). Bei drei Individuen ist die braune Rückenmitte mit den braunen Flecken verbunden. Auf den Schenkeln nehmen bei ZFMK 35829 die beiden hellen Flecken nur etwa die Hälfte der Fläche ein; bei ZFMK 35830 sind sie sehr stark reduziert. Diese Frösche nähern sich damit stark der Zeichnung von *H. bifurca* an. ZFMK 39735 zeigt eine *favosa*-Zeichnung. Frösche mit solcher Zeichnung wurden früher als *H. favosa* bezeichnet. Zwischen beiden Zeichnungsvarianten bestehen jedoch Übergänge, und genetisch unterscheiden sie sich ebenfalls kaum, weswegen Titus et al. (1989) *H. favosa* in die Synonymie von *H. leucophyllata* stellen.

Hyla marmorata (Laurenti, 1768)
1 Ex. — 13: ZFMK 41491.

Hyla parviceps Boulenger, 1882
10 Ex. + 1 Larvenserie — 3: ZFMK 40143—7; 29: ZFMK 40151; 30: ZFMK 40148—50, 41409—10. — Auf feuchten Ruderalflächen in der Vegetation in 0—1 m Höhe. Kaulquappen fanden wir in 0,2 x 1 m großen, 10 cm tiefen, durchgehend bewachsenen Wasserstellen. Nach Duellman & Crump (1974) sollen die Männchen erst rufen, wenn auf Sumpfflächen stehendes Wasser mindestens 30 cm Tiefe erreicht.

Hyla phyllognatha Melin, 1941
7 Ex. + 11 Kaulquappen — 29: ZFMK 40164—70, 41411, 44493—9. — Die Kaulquappen lebten am Grund schottergefüllter, mehr als 20 cm tiefer Becken in einem Bergbach im Nebelwald. Sie weisen geringe Abweichungen von den von Duellman (1972d) diagnostizierten Merkmalen auf. Meist sind nur 3—4 obere und 7—8 untere Zähnchenreihen ausgebildet (normal 6/9). Nur bei zwei Individuen sind eine 5. bzw. 5. und 6. obere sowie ganz schwach eine 9. untere Zahnreihe angedeutet. Die Ausdehnung der Schwanzflossen variiert, jedoch nimmt sie weniger als 25 % der Schwanzbreite ein. (Die Kaulquappen aller übrigen Arten der *bogotensis*-Gruppe weichen von *H. phyllognatha* stark ab.) Die von uns zur Metamorphose gebrachten Jungtiere entsprechen gut der Beschreibung bei Duellman (1972d). Bisher waren in Peru nur drei Fundorte bekannt (Duellman 1972d).

Hyla punctata (Schneider, 1799)
5 Ex. — 3: ZFMK 39319—22; 41: ZFMK 35827. — Auf feuchten Ruderalflächen (Fundort 3) und sumpfigen Weiden (Fundort 41) nachts aktiv.

Hyla rhodopepla Günther, 1859
16 Ex. — 3: ZFMK 39303—18. — Auf feuchten Ruderalflächen extrem häufig; in diesem Habitat in Andoas deutlich dominierende Art. Männchen riefen im Januar

aus der Krautschicht, von der Wasseroberfläche oder aus niedrigen Büschen. Sie unterschritten oft einen Rufabstand von 25 cm, ohne daß aggressive Interaktionen auftraten.

Hyla rossalleni Goin, 1959
4 Ex. — 3: ZFMK 40161—3; 30: ZFMK 40171. — In niedriger Vegetation auf feuchten Ruderalflächen. Ein Interorbitalfleck war nur bei einem Exemplar vorhanden; bei zwei Individuen waren auch die Rückenflecken stark reduziert.

Hyla sarayacuensis (Shreve, 1935)
8 Ex. — 3: ZFMK 39727—34. — Auf feuchten Ruderalflächen; zweithäufigste Art der in Andoas syntopen vier Arten der *leucophyllata*-Gruppe. Ein heller Analfleck fehlt bei einem Frosch. Eine hellbraune Rückenfleckung tritt nur bei zwei Individuen auf.

Hyla triangulum Günther, 1868
5 Ex. — 3: ZFMK 39712—5; 41: ZFMK 35828. — Nachts auf feuchten Ruderalflächen. Nur ZFMK 35828 weist einen gefleckten Rücken auf. Diese Art wird von Melin (1941) und Duellman (1974a) für Peru erwähnt.

?***Hyla*** sp. 1
1 Kaulquappen-Serie — 29: ZFMK 41412. — Die Kaulquappen konnten nicht näher bestimmt werden.

Ololygon funerea (Cope, 1874)
1 Ex. — 43: ZFMK 39364. — Im Primärwald nachts aktiv.

Ololygon garbei (Miranda-Ribeiro, 1926)
11 Ex. — 3: ZFMK 39743—6; 29: ZFMK 39741—2; 30: ZFMK 39739—40; 41: ZFMK 35826, 36309, 39738. — Im Inneren sehr dichter Büsche oder Schilfbestände am Rande von Tümpeln in 0,25—1,75 m Höhe. Die Männchen riefen normalerweise mit dem Kopf nach unten von Blättern. Die Chöre dauerten von 18.00 —24.00 h, einzelne Männchen riefen auch noch mindestens bis 2.00 h. Bei den Exemplaren vom Rio Tambopata sind die gelben Schenkelbänder zu kleinen Flecken reduziert oder gehen in Marmorierung über. Duellman (1972b) und McDiarmid (1979) erwähnen weitere peruanische Fundorte.

Ololygon pedromedinae Henle, 1991
4 Ex. — 42: ZFMK 36310; 43: ZFMK 39368, 39737, 40172. — Nähere Angaben zu diesem Typusmaterial siehe Henle (1991).

Ololygon rubra (Laurenti, 1768)
71 Ex. + 3 Kaulquappenserien — 3: ZFMK 39379—406, 40414; 4: ZFMK 40415—6; 5: ZFMK 39407—9; 29: ZFMK 39410—5; 30: ZFMK 39369—78; 32: ZFMK 39416—7; 34: ZFMK 41846—8; 41: ZFMK 33330—4; 42: ZFMK 39349—52, 39354—9; 43: ZFMK 39360—5; 44: ZFMK 39360, 39362. — Häufig auf Ruderalflä-

chen und als Kulturfolger in Plantagen, in Siedlungen, selbst in der Innenstadt von Iquitos, weit ab von stehenden Gewässern und Vegetation. In Boqueron fanden wir ihn häufig an Hauswänden, nicht dagegen in Iquitos, Pucallpa und Puerto Maldonado, wo diese Biotope von *Hemidactylus mabouia* (Gekkonidae) bzw. *Phrynohyas venulosa* besiedelt wurden. In Andoas war *O. rubra* sogar in einem regelmäßig mit Insektiziden behandelten Camp sowie in dessen stark ölverseuchter Umgebung häufig. Im Gegensatz zu Duellman (1978) fanden wir ihn auch im reinen Primärwald (Fundort 43+44, einzelne Individuen auch am Fundort 30), hier allerdings nur sehr selten. Sieben Exemplare waren in Astgabeln mit Ameisen vergesellschaftet. Rufende Männchen vernahmen wir von Januar—März. Ein laichendes Weibchen setzte im Januar in einem flachen Tümpel auf einer Weide etwa 80 Eier als Oberflächenfilm ab. Außer in kleinen temporären Wasseransammlungen fanden wir Kaulquappen auch in tiefen, weitgehend vegetationsfreien Tümpeln.

Die uns vorliegenden Tiere sind ausgesprochen variabel. Die gelb/schwarzbraune Fleckung der Hüften und Schenkelhinterseiten kann in eine fast fleckenlose hellgraubräunliche Färbung aufgelöst sein. Von Exemplaren mit einem einzelnen, sehr kleinen gelben Fleck (ZFMK 39358) über solche mit gelb/brauner Marmorierung, bei der nicht erkennbar ist, was als Grundfarbe gelten muß (ZFMK 39354, 39397, 39389, 39381, 39408), bis hin zu Fröschen mit typischer gelber Fleckung auf braunem Grund bestehen alle Übergänge. Zwölf Exemplare zeigen eine leichte bis starke Granulierung, zwei (ZFMK 39352, 41848) sogar eine Tuberkulierung, besitzen dabei aber eine *O. rubra*-typische Schenkelzeichnung. Rückentuberkel gelten als charakteristisch für *O. funerea*, während *O. rubra* eine glatte Rückenhaut besitzen soll (Duellman 1978). Lediglich ZFMK 39357 weist auf dem hellen linken Hinterschenkel die für *O. funerea* typischen braunen Längsstreifen auf. Bei diesem Individuum sind allerdings der rechte im Gegensatz zum linken Hinterschenkel und die Schenkelvorderseiten wie bei typischen *O. rubra* retikuliert. Unsere Fotobelege aus Aguajalito zeigen außerdem rötlichgelbe bis rotbraune, fast zeichnungslose Tiere, die eine rotbraune Iris mit einem Augenstrich besaßen, ein Merkmal, das nur bei *O. cruentomma* vorkommen soll (Duellman 1972e, 1978). Im Alkoholmaterial befinden sich vier Exemplare (ZFMK 39354, 39397, 39350, 39356), die einen deutlichen Augenstreif aufweisen. Die ersteren beiden Individuen besitzen eine gelb/braune Schenkelmarmorierung, die letzten beiden eine typische *O. rubra* Schenkelfleckung, die allerdings bei ZFMK 39356 stark verblaßt ist. Diese umfangreiche Variation und morphologischen Anklänge an andere Arten der Gattung erschweren die sichere Bestimmung mancher Exemplare und lassen eine Revision des *O. rubra*-Komplexes angebracht erscheinen.

Ololygon sp.
4 Ex. — 42: ZFMK 39353; 43: ZFMK 39366; 44: ZFMK 39361, 39363. — Im Primärwald; ZFMK 39366 fanden wir auf einer Weide auf einem umgefallenen Baum mit Ameisen vergesellschaftet. Diese *O. cruentomma* sehr ähnliche Art wird derzeit von Duellman beschrieben.

Osteocephalus elkejungingerae (Henle, 1981) nov. comb.
44 Ex. + 6 Larvenserien — 29: ZFMK 30000—2, 33352—6, 36319, 37914—22, 39342—8, 39614—5, 39747—65, 40152—3, 40156, 41470, 41849—50, 43665. — Der

Beschreibung dieser Art als *Hyla elkejungingerae* (Henle 1981 b) lagen nur Jungtiere und zwei subadulte Exemplare zugrunde. Inzwischen liegen Adulti von der Terra typica sowie Nachzuchttiere vor. Die winkligen Praevomerfortsätze, die paarigen lateralen Schallblasen der Männchen und deren tuberkulierter Rücken weisen sie jedoch als Angehörige der Gattung *Osteocephalus* aus. Eine Redefinition und ein Vergleich mit den übrigen Arten dieser Gattung werden damit notwendig.

Redefinition: Mit 58,3—62,7 mm KRL der Männchen und 62,7 mm KRL der Weibchen relativ große Art der Gattung. Haut dorsal bei den Männchen mit zahlreichen Tuberkeln unterschiedlicher Größe; adulte Weibchen mit einzelnen, mehr oder weniger deutlichen Tuberkeln auf Rücken und Hinterbeinen. Ventralseiten granuliert. Die Supratympanalfalte verdeckt den oberen Rand des kleinen Trommelfells. Finger nur basal, Zehen zu ⅔ mit Schwimmhäuten verbunden. Innerer und äußerer Metatarsaltuberkel vorhanden. Praevomerfortsätze winkelig. Männchen mit paarigen, lateralen Schallblasen. Rücken graugrün bis braun, mit oder ohne auffallende dunkelbraune Zeichnung. Dunkelbraune Querbänder auf Extremitäten meist deutlich. Augen grüngold/schwarz retikuliert. Kaulquappen ab Stadium 30 mit Zahnformel 2/6.

Diagnose: *O. elkejungingerae* ist größer als alle anderen Arten der Gattung außer *O. taurinus* und *O. langsdorffii*. Bei *O. elkejungingerae* sind die Schwimmhäute zwischen den Fingern nur basal vorhanden, während sie bei *O. langsdorffii* mehr als die Hälfte der Fingerlänge einnehmen; *O. elkejungingerae* fehlt außerdem die wellige Hautfalte entlang Arm und Fuß von *O. langsdorffii*. Weiterhin besitzt er zahlreiche, teilweise stachelige Tuberkel, die bei *O. langsdorffii* nur klein und nichtstachelig sind, sowie weiße statt orangegelbe Bauch- und Schenkelunterseiten. Auch gegenüber *O. taurinus* sind die Schwimmhäute von *O. elkejungingerae* kürzer (max. ¼ Fingerlänge bei *O. elkejungingerae* versus mehr als ½ bei *O. taurinus*). Weiterhin sind die Tuberkel der Männchen bei *O. elkejungingerae* größer als bei *O. taurinus*, und der Schädel ist wesentlich schwächer verknöchert. *O. elkejungingerae* unterscheidet sich von *O. pearsoni* durch zahlreiche statt wenige Rückentuberkel, von *O. buckleyi* durch das Fehlen stark blasiger Flanken, von *O. verruciger* durch mehr, aber kleinere, nicht keratinisierte Tuberkel und das Fehlen schwarzer Bauchflecken (höchstens undeutliche hellbraune Flecken sind vorhanden) und von *O. leprieurii* durch ein kleineres Trommelfell und die Zeichnung, die bei *O. leprieurii* in der Regel aus auffälliger Querstreifung des Rückens und einem breiteren und längeren weißen Lippenstreifen besteht. Weiterhin besitzt *O. elkejungingerae* als einzige Art der Gattung einen deutlichen äußeren Metatarsaltuberkel. Schließlich sind Weibchen außer bei *O. elkejungingerae* nur noch bei *O. pearsoni* auf Rücken und Beinen tuberkuliert.

Kurzbeschreibung von Adulti: Männchen tragen zahlreiche stachelige Tuberkel unterschiedlicher Größe auf dem Kopf einschließlich der Augen, auf Rücken, Beinen und um den After herum. Weibchen weisen einzelne, mehr oder weniger auffällige, nicht stachelspitzige Tuberkel auf Kopf, Rücken und Beinen auf. Schwimmhäute fehlen zwischen 1. und 2. Finger, die übrigen Finger sind zu ¼ verbunden. Ein markanter äußerer Metatarsaltuberkel ist vorhanden. Die paarige Schallblase der Männchen liegt posteroventral zum Mundwinkel. Die Unterarme brünstiger Männchen sind stark verdickt. Ein braunes, nicht stacheliges Nuptialpolster zieht entlang der Daumenvorderseite und greift proximal auch auf den Daumenrücken über. Besser als jede Beschreibung geben die Farbfotos in Henle et al. (1983) und Schütte & Spieler (1986) die Färbung wieder. Es sei hier nur angemerkt, daß die Zeichnung bei Männchen im Alter meist weit stärker verblaßt als bei Weibchen. Kaulquappen und Jungtiere werden von Henle (1981 b) beschrieben. Bei mehreren Nachzuchttieren trat unilateral ein, rezessiv vererbtes (Schütte, pers. Mitt.), völlig schwarzes Auge auf, eine Anomalität, die auch von anderen Amphibienarten bekannt ist (Dubois 1976).

Ergänzend zu den Bemerkungen zur Ökologie von Henle (1981 b) und Henle et al. (1983) sei erwähnt, daß alle Adulti nachts in der Vegetation an felsigen Wänden, bevorzugt in der Nähe von Spritzwasser angetroffen wurden. Als Tagesverstecke dienten zusammengerollte Araceenblätter. Laichbereite Pärchen erschienen an den Laichgewässern erst ab 0.00 h. Direkt an den Laichgewässern konnten wir keine rufenden Männchen beobachten; die Verpaarung scheint vielmehr von diesen entfernt stattzufinden. Eier wurden erst nach 1.00 h als Oberflächenfilm an Äste und ans Ufer langsam fließender Rinnsale oder durchströmter Pfützen angeheftet. Ungefähr 25 teilweise miteinander verklebte Laichfilme enthielten jeweils etwa 250—1000 Eier. Schütte & Spieler (1986) berichten von 1000—2000 Eiern pro Laichfilm für Terrarienaufzuchten aus dieser Population. Kaulquappen verschiedener Entwicklungsstadien und Jungtiere im September sowie zusätzlich Laich im März weisen auf eine ausgedehnte Laichzeit hin.

Osteocephalus leprieurii (Duméril & Bibron, 1841)
1 Ex. — 30: ZFMK 41408. — Im Primärwald in einer Astgabel in 1,8 m Höhe. Die dorsale Querstreifung ist nur sehr schwach ausgebildet.

Phrynohyas venulosa Laurenti, 1768
27 Ex. — 5: ZFMK 39202—4; 31: ZFMK 51447; 32: ZFMK 29993—4, 39205—15; 41: ZFMK 39195—201; 42: ZFMK 34260—1, 39194. — In einer Weide auf Zitrusbäumen (Fundort 42), sowie in Dörfern und Gärten, Parkanlagen und an Häusern. Nur in Puerto Maldonado waren sie an Hauswänden und Gartenmauern häufig. In Iquitos und Pucallpa fehlten sie hier und bewohnten statt dessen Straßenränder und Grünflächen. Interessanterweise besiedelt der eingeschleppte Gecko *Hemidactylus mabouia* in diesen Städten Mauern und Hauswände. Er ist aber noch nicht bis Puerto Maldonado vorgedrungen, wo *P. venulosa* an diesen Standorten lebt. Im Kot fanden wir Reste von Gehäuseschnecken, Männchen riefen im Februar. Bei Beunruhigung gibt *P. venulosa* ein milchiges, viskoses Sekret ab, das als typisch für die ganze Gattung gilt (Duellman 1971 b). Diese Sekretion bleibt jedoch bei mageren Tieren völlig aus. Auch sind bei ihnen die Parotiden nur schwach ausgebildet. Fehlende Sekretion und schwach ausgebildete Parotiden gelten als charakteristisch für die nahe verwandte Gattung *Argenteohyla* (Trueb 1970) und veranlaßten Henle (1981 c), eine Hungerform von *P. venulosa* (ZFMK 29993—4) als *A. altamazonica* zu beschreiben. Gezielte Sammlungen an der Terra typica von *A. altamazonica* im März 1983 zeigten uns, daß diese Hungerform fließende Übergänge zu typischen *P. venulosa* bildet und mit dieser Art identisch ist. Bereits Duellman (1984) bemerkt den Irrtum von Henle (1981 c) und stellt *A. altamazonica* in die Synonymie von *P. venulosa*.

Phyllomedusa baltea Duellman & Toft, 1979
2 Ex. — 27: ZFMK 48571—2. — Abweichend von den Beschreibungen bei Duellman & Toft (1979) und Cannatella (1982) ist der lachsfarbene Dorsolateralstreifen beim adulten Exemplar hinter der Schulter unterbrochen, beim subadulten Individuum nur angedeutet. Bei ersterem ist der Bauch purpurn/weiß gefleckt, bei letzterem einheitlich weiß.

Phyllomedusa palliata Peters, 1872
5 Ex. — 44: ZFMK 39289—93. — In 1—2 m hoher, dichter Kraut- und Strauchschicht entlang einem Pfad durch Primärwald nachts aktiv.

Phyllomedusa tarsius (Cope, 1868)
1 Ex. — 42: ZFMK 39288. — Nachts auf einer Weide in einem Zitrusbaum in 3,5 m Höhe. Auf der Kehle ist nur einseitig ein kleiner weißer Fleck vorhanden.

Phyllomedusa vaillanti Boulenger, 1882
1 Ex. — 42: ZFMK 36311. — Der Bauch dieses Exemplares ist ungewöhnlich hell und weist nur eine sehr schwache, dunklere Marmorierung auf. Helle Kehlflecken fehlen.

Scarthyla osinodactyla Duellman & de Sa, 1988
1 Ex. — 43: ZFMK 39367. — Der kleine bräunlichgrüne Frosch wurde nach starkem Regen am Tage im Primärwald auf einem 0,75 m hohen Farnblatt gefangen. Diese erst vor kurzem beschriebene neue Laubfroschart und -gattung zeichnet sich durch ungewöhnliche Kaulquappen aus. Sie ist bisher nur von drei Fundorten in Peru bekannt (Duellman & Sa 1988).

Sphaenorhynchus carneus Cope, 1868
1 Ex. — 6: ZFMK 39736 + 1 Sichtung. — Bei Nieselregen im Gras am Amazonasufer tagaktiv. Bei dem Jungfrosch (KRL 14,1 mm) ist der Dorsolateralstreifen noch kaum erkennbar, der Canthalstreifen aber schon merklich rötlich.

Sphaenorhynchus lacteus (Daudin, 1802)
8 Ex. — 42: ZFMK 34254—9, 35831, 39302. — Erstnachweis für Peru. Zahlreiche Männchen riefen im Januar und Februar von ephemeren Wasserpflanzen und Treibholz aus der Mitte eines von Viehweiden umgebenen Altarms. Ein Frosch saß auf einem Zitrusbaum. Der helle Dorsolateralstreifen blieb bei unseren Tieren auch noch bei der Konservierung erhalten. Duellman & Lynch (1981) weisen darauf hin, daß *lacteus* der korrekte Namen für diese bisher unter dem Namen *eurhostus* bekannte Art ist.

Ranidae

Rana bwana Hillis & de Sa, 1988
2 Ex. — 1: ZFMK 25311—2. — In Reisfeldern. Diese Art ist auf die pazifische Seite Perus beschränkt (Vellard 1955a; Hillis & de Sa 1988).

Rana palmipes Spix, 1824
3 Ex. — 3: ZFMK 39294—6 + zahlreiche Sichtungen. — Auf Ruderalflächen entlang Straßen im Primärwald, wo sie dicht bewachsene, flache Sümpfe und eine ca. 20 m² große, 40 cm tiefe, fast unbewachsene Grube besiedelten. An der Grube sonnten sich am Tage subadulte Exemplare am Ufer oder trieben mit erhobenem Kopf und abgesenktem Körper an der Wasseroberfläche. Die Fluchtdistanz aktiver Frösche betrug mindesten 10 m. Paarungsrufe ertönten im Februar. Mehrfach trafen wir aktive Individuen in nur 20 cm Entfernung voneinander an. Zur Verbreitung dieser Art, die in Peru und auf das Amazonasgebiet beschränkt ist, siehe Hillis & de Sa (1988).

Zoogeographische Bemerkungen

Tschudi (1844—1846) veröffentlichte als erster eine ausführliche Übersicht der naturräumlichen Gliederung Perus. Dabei stützt er seine Ausführungen nur zu einem relativ geringen Teil auf herpetologische Daten. In neuerer Zeit untersuchten Koepcke & Koepcke (1953), Koepcke (1958, 1961), Beck & Ellenberg (1960), Tosi (1960), Hueck (1966) sowie Lamas (1982) anhand ausgewählter Organismen die naturräumliche Gliederung Perus. Abgesehen von Diskussionen im Rahmen von Gattungsrevisionen existieren jedoch nur wenige Arbeiten, die die Zoogeographie Perus unter Berücksichtigung von Amphibien näher darstellen (Vellard 1955a; Duellman 1979; Duellman & Toft 1979). Am Rande berücksichtigen Peru außerdem Lynch (1979a) und Duellman (1982b) in ihren Analysen südamerikanischer tropischer Tieflandregionen. Aufgrund des uns vorliegenden Sammlungsmateriales und der ausgewerteten Literatur lassen sich bezüglich Amphibien folgende zoogeographische Schlüsse ziehen:

1) Die Huancabamba Depression bildet nicht nur eine Barriere für die Ausbreitung andiner Faunenelemente, insbesondere für Amphibien, sondern gilt gleichzeitig als Ausbreitungsroute zwischen den pazifischen Ebenen und dem amazonischen Marañon-Tal (Duellman 1979). Während bei Reptilien vier Arten beidseits der Huancabamba Depression leben und vier weitere Gattungen auf beiden Seiten der Depression nahe verwandte Arten ausbildeten (Henle & Ehrl 1991), kommen bei Amphibien nur die in Südamerika weitverbreitete Art *Bufo marinus* sowie der weniger verbreitete *Leptodactylus labrosus* beidseits vor (vgl. auch Vellard 1955a). Da jedoch eine Reihe weiterer Amphibien (Lynch 1979) und Reptilien (Henle & Ehrl 1991) eine ähnliche Verbreitung in Südamerika haben wie *B. marinus*, jedoch an der Pazifikseite nicht ganz die Huancabamba Depression erreichen, ist es fraglich, ob diese beiden Arten die Huancabamba Depression tatsächlich als Ausbreitungsroute benutzt haben, zumal die cis- und transandinen Populationen von *B. marinus* verschiedenen Unterarten angehören (Henle 1986). Auch die beiden Arten der *Rana palmipes*-Gruppe, *R. palmipes* und *R. bwana*, sind nicht die nächsten direkten Verwandten, sondern *R. bwana* ist näher verwandt mit der weiter nördlich entlang der Pazifikküste Südamerikas verbreiteten *R. vaillanti*. Dagegen ist *Leptodactylus labrosus* sicher (möglicherweise auch *Epipedobates tricolor* — siehe Diskussion bei dieser Art) über die Huancabamba Depression erst in jüngster Zeit in den cis-andinen Bereich vorgedrungen, wo er erst eine geringe Verbreitung erreicht hat.

2) Im Norden Perus, etwa im Bereich der Departamentos Lambayeque und Piura, tritt durch das Abbiegen des kalten Humboldtstromes und die dadurch bedingten Veränderungen von einem niederschlagsarmen zu einem sehr feuchten Klima ein krasser Faunenwechsel auf (vgl. Henle & Ehrl 1991). Hier erreichen auch *Bufo marinus* und die *Rana palmipes*-Gruppe (*R. bwana*) den Südrand ihrer transandinen Verbreitung. Der sehr trockene Küstenwüstenbereich Perus ist sehr arm an Amphibienarten, die jedoch alle für ihn endemisch sind. Wie bei Reptilien lassen sich keine deutlichen biogeographischen Untereinheiten erkennen.
3) Möglicherweise bestehen wie bei Schmetterlingen (Lamas 1982), Kleinsäugern (Patton et al. 1990) und Reptilien (Henle & Ehrl 1991) auch bei Amphibien in den interandinen Tälern Refugien bzw. Endemismus-Zentren (z. B. *Bufo trifolium* und die unbeschriebenen *Colostethus*-Arten), doch ist deren Amphibienfauna für sichere Schlüsse noch ungenügend untersucht.
4) Die peruanischen Hochanden südlich der Huancabamba Depression wurden schon ausführlich von Vellard (1955a) und Duellman (1979) zoogeographisch analysiert. Im Gegensatz zu den deutlichen biogeographischen Zonen bei Schmetterlingen (Lamas 1982), treten in diesem Bereich bei Amphibien und Reptilien (Henle & Ehrl 1991) keine markanten Grenzen verschiedener Faunenbereiche auf, und der Endemismusgrad ist relativ gering. Es besteht allerdings eine graduelle Veränderung der Artenzusammensetzung in Nord-Süd-Richtung. Außerdem unterscheidet sich die Amphibienfauna der östlichen merklich von der der westlichen Kordillere. Weiterhin sei angemerkt, daß sowohl die *Bufo spinulosus*-Gruppe als auch die Gattung *Telmatobius* alte Gruppen mit einer weiten Verbreitung in diesem peruanischen und dem sich südlich anschließenden bolivianischen und chilenischen Bereich der Anden darstellen. Deren Orogenie führte zu einer noch anhaltenden Artenbildung (vgl. Vellard 1951; Cei 1971, 1972a, b), wobei in beiden erwähnten Gruppen mehrere Arten auf dem Niveau von Super- bzw. Semispezies stehen, was sich in der taxonomischen Problematik bei der Abgrenzung und Einstufung einiger beschriebener Taxa niederschlägt.
5) Für zwei Gebiete des peruanischen Amazonasbeckens, Panguana (Schlüter 1979—1984; Toft & Duellman 1979; Aichinger 1987a) und den Rio Tambopata (McDiarmid 1979), Duellman 1988, 1989; ZFMK-Material) liegen mehr oder weniger ausführliche Artenlisten vor. Diese Artenlisten, ergänzt durch eigenes Material und die Auswertung der in der Literaturliste aufgeführten Publikationen, wurden mittels eines faunistischen Ähnlichkeitsfaktors (FÄF $= 2C/(N_1 + N_2)$ verglichen, wobei C die Anzahl der gemeinsamen Arten zweier verglichener Herpetofaunen und N_i die Gesamtzahl der Arten der Herpetofauna i bedeuten. In den Vergleich (Tab. 1) wurde die Herpetofauna von Santa Cecilia in Ecuador einbezogen (Duellman 1978). Diese Gebiete gehören alle zum quartärnären Ucayali-Napo-Waldrefugium, was sich bei Amphibien durch eine hohe Artenzahl sowie einen starken Endemismusgrad auszeichnet (Duellman 1982) und bei Schmetterlingen in neun biogeographische Untereinheiten aufgeteilt werden kann (Lamas 1982). Die Unterschiede der Herpetofaunen dieser Gebiete rechtfertigen ebenfalls die Anerkennung verschiedener biogeographischer Untereinheiten.

Die Amphibienfauna am Rio Tambopata unterscheidet sich besonders deutlich von den übrigen Gebieten. Das bedeutet, daß zwischen dem Rio Tambopata und

Tabelle 1: Verzeichnis der Herpetofaunen in vier Bereichen des oberen Amazonasbeckens. Fettdruck: Anzahl der Arten, die im betreffenden Gebiet bisher nachgewiesen wurden (unbeschriebene Arten blieben unberücksichtigt); Normaldruck: Anzahl gemeinsamer Arten; Kursivdruck: Faunistischer Ähnlichkeitsfaktor. Für jeden Ort stehen Amphibien in der ersten, Echsen einschließlich Amphisbaeniden in der zweiten und Schlangen in der dritten Zeile. Quellen: Santa Caecilia und Iquitos: Duellman 1978; für Reptilien: Henle & Ehrl (1991) [geringfügige Abweichungen gegenüber dieser Quelle beruhen auf Aktualisierungen].

	Santa Caecilia	Iquitos	Panguana/ Pucallpa	Rio Tambopata
Santa Caecilia	**95**	53	61	40
	30	28	14	8
	53	47	32	20
Iquitos	*0.65*	**68**	—	—
	0.77	**42**	22	13
	0.67	**87**	37	21
Panguana/Pucallpa	*0.69*	—	**83**	36
	0.50	*0.65*	**26**	13
	0.65	*0.56*	**45**	20
Rio Tambopata	*0.51*	—	*0.50*	**62**
	0.31	*0.41*	*0.55*	**21**
	0.49	*0.37*	*0.55*	**28**

Panguana eine wirksamere Barriere (vermutlich die Wasserscheide zwischen Ucayali und Madre de Dios) besteht als zwischen Panguana, Iquitos und Santa Cecilia. Dennoch ist die Ähnlichkeit zwischen allen Gebieten relativ hoch. Anders als bei Echsen (Henle & Ehrl 1991) besteht bei Amphibien kein stufenweiser Austausch der Arten vom Rio Tambopata über Panguana und Iquitos nach Santa Cecilia. Der großräumliche Wechsel im Aufbau der Zönosen (die γ-Diversität, vgl. Cody 1986) wird bei Amphibien und Echsen also vermutlich durch verschiedene Faktoren bestimmt. Für die Ausbreitung von Amphibien dürften Wasserscheiden die Haupthindernisse darstellen, für die von Echsen dagegen große Flüsse.

6) Die niederen Andenausläufer ins Amazonasbecken Perus müssen wahrscheinlich als eigenständige geographische Untereinheiten betrachtet werden. So beherbergt die Serrania de Sira mehrere endemische Arten (Duellman & Toft 1979; Aichinger 1991b). Unsere begrenzten Daten aus der Cordillera Azul deuten ähnliche Verhältnisse an. *Phobobates silverstonei*, rotbäuchige Populationen von *Epipedobates pictus*, *Hyla aperomea*, *Osteocephalus elkejungingerae*, *Eleutherodactylus nebulosus* sowie *Centrolenella azulae* (Flores & McDiarmid 1989) sind bisher nur von diesem Bergzug bekannt. Weiterhin teilt die Cordillera Azul mit der vorgelagerten Serrania de Sira *Phyllomedusa baltea*, die sonst bisher nirgendwo nachgewiesen wurde. Außerdem liegt der Verbreitungsschwerpunkt von *Leptodactylus rhodonotus* in der Cordillera Azul. Auch bei Reptilien besteht eine Eigenständigkeit dieser Gebiete (Henle & Ehrl 1991).

Danksagung

Mein Dank gilt vor allem Andreas Ehrl für seine Kameradschaft und unermüdliche Mitarbeit im Freiland. Dr. W. Böhme (ZFMK) danke ich für seine Unterstützung bei der Vorbereitung und Durchführung unserer Sammelreise sowie für seine Ratschläge bei der Auswertung des

Materials. Dr. W. E. Duellman, Lawrence, übernahm freundlicherweise die Nachbestimmung einiger problematischer Exemplare. Besonderen Dank schulden wir Pedro Medina Pizango (Puerto Maldonado) für seine Gastfreundschaft und Führung am Rio Tambopata; sein Enthusiasmus trug wesentlich zum Gelingen der Sammelreise bei. Occidental Oil (Dr. D. Sellinger, Lima) stiftete einen Freiflug und Unterkunft im firmeneigenen Camp in Andoas. Für organisatorische Unterstützung danken wir außerdem Dr. W. Sachsse (Mainz) und Dr. T. Luscombe (Lima). M. Henzl (Naturhistorisches Museum Wien) las kritisch ein vorläufiges Manuskript. Den Behörden der Republik Peru danken wir für die erforderlichen Genehmigungen.

Zusammenfassung

1) Als Ergebnis einer dreimonatigen Forschungsreise im Jahre 1983 nach Peru sowie der Auswertung von weiterem Material des ZFMK, das von anderen Sammlern zusammengetragen wurde, werden 94 Amphibienarten aufgelistet und — soweit bekannt — die ökologischen Fundumstände mitgeteilt.
2) An Neunachweisen für Peru konnten *Elachistocleis bicolor*, *Colostethus nexipus*, *Pseudis paradoxa* und *Sphaenorhynchus lacteus* belegt werden.
3) Erstmals beschrieben werden die Kaulquappen von *Chiasmocleis ventrimaculata*, *Telmatobius arequipensis*, *Bufo trifolium* und *Gastrotheca marsupiata*. Beobachtungen zur Ontogenie, Brutpflege und zum saisonalen Sexualdimorphismus von *Leptodactylus rhodonotus* werden beschrieben.
4) Als neue Art wird *Eleutherodactylus nebulosus* (Leptodactylidae) aus der Cordillera Azul beschrieben. Weiterhin umfaßt das Material vermutlich neue Arten der Gattungen *Bolitoglossa*, *Colostethus* und *Gastrotheca*.
5) *Epipedobates anthonyi* wird als Synonym von *E. tricolor* aufgefaßt. Von *Telmatobius arequipensis* werden keine Unterarten anerkannt.
6) *Hyla elkejungingerae* gehört zur Gattung *Osteocephalus*. Die Art wird neu diagnostiziert.
7) Die Terra typica von *Dendrobates variabilis* wird auf „km 27 der Straße von Tarapoto nach Yurimaguas" festgelegt.
8) Mehrere morphologische Unterscheidungsmerkmale zwischen *Phobobates trivittatus* und *P. bassleri* werden aufgelistet.
9) Einige zoogeographisch oder taxonomisch problematische Funde machen deutlich, daß weitere Untersuchungen, die im Rahmen von Revisionen erfolgen sollten, erforderlich sind:
a) Die Taxa um *Telmatobius albiventris/culeus* und *marmoratus/jelskii* sind teilweise ungenügend diagnostiziert und/oder schlecht begründet.
b) Zur Absicherung des Status verschiedener Taxa aus der *Bufo spinulosus*-Gruppe werden ausführliche Untersuchungen zu ihrer ökologischen, morphologischen und biochemischen Variation benötigt.
c) Knickzehenlaubfrösche aus der *Ololygon rubra*-Gruppe bedürfen einer Revision.
d) Der Unterartstatus von *Pleurodema marmorata viridis* bedarf der Absicherung. Unterartstatus verdient möglicherweise aber die rotbäuchige Form von *Epipedobates pictus*.
e) Wahrscheinlich handelt es sich bei *Leptodactylus wagneri* und *Gastrotheca marsupiata* um Komplexe mehrerer kryptischer Arten.
10) Eine Liste aller peruanischer Amphibien wird als Anhang veröffentlicht.

Resumen

1) Se realizó un viaje de recoleccíon herpetológica a Perú en 1983. El material obtenido fué complementado con el de otros coleccionistas deposito en la colección de ZFMK y dió como resultado 93 especies de anfibios. Para la mayoría de estas especies de anfibios se cita observaciones ecologicas.
2) De Perú se registra por primera vez las especies *Elachistocleis bicolor*, *Colostethus nexipus*, *Pseudis paradoxa* y *Sphaenorhynchos lacteus*.
3) Por primera vez se describe los renacuajos de *Chiasmocleis ventrimaculata*, *Telmatobius arequipensis*, *Bufo trifolium* y *Gastrotheca marsupiata* y la ontogenia, el cuidado parental y el dimorfismo sexual de *Leptodactylus rhodonotus*.

4) Se describe una especie nueva: *Eleutherodactylus nebulosus* (Leptodactylidae) de la Cordillera Azul. Además, el material contine especies probablemente nuevas de los géneros *Bolitoglossa, Colostethus* y *Gastrotheca.*
5) Se pone *Epipedobates anthonyi* en la sinonimia de *E. tricolor* y *Telmatobius arequipensis natator* en la sinonimia de la forma tipica.
6) Se transfere *Hyla elkejungingerae* en el género *Osteocephalus.* Se presenta un diagnosis nuevo por la especie.
7) Se restrigo la terra typica de *Dendrobates variabilis* a la localidad km 27 de la caretera de Tarapoto a Yurimaguas.
8) Presenta caracteres morfológicos para distinguir *Phobobates bassleri* y *P. trivittatus.*
9) Algunas especimenes presentan problemas zoogeográficos y taxonómicos que necesitan estudios detaillados para resolver:
a) Algunos taxones de los grupos *Telmatobius culeus/albiventris* y *T. marmoratus/jelskii* tienen diagnosis insufficientes y/o no son justificado.
b) La determinación de algunas poblaciones del grupo *Bufo spinulosus* presenta dificultades.
c) Es necesaria una revisión de los hylidos del grupo *O. rubra.*
d) Es necesaria confirmar la justificacion de la subespecie *Pleurodema marmorata viridis.* Pero la forma de *Epipedobates pictus* con vientres rojas posiblemente merece reconocimiento subespecífico.
e) Los taxones *Leptodactylus wagneri* y *Gastrotheca marsupiata* posiblemente son complejos des especies.
10) Se presenta una lista de las especies Peruanas de anfibios.

Literatur

Aichinger, M. (1987a): Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. — Oecologica 71: 583—592.

Aichinger, M. (1987b): Freilandbeobachtungen zum Fortpflanzungsverhalten von *Hyla brevifrons* Duellman & Crump, 1974 (Anura: Hylidae). — Salamandra 23: 269—276.

Aichinger, M. (1991a): Tadpole transport in relation to rainfall, fecundity and body size in five species of poison-dart frogs from Amazonian Peru. — Amphibia-Reptilia 12: 49—55.

Aichinger, M. (1991b): A new species of poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the Serrania de Sira. — Herpetologica 47: 1—5.

Aichinger, M. (1991c): Faunal deficit of anurans in tropical farmland of Amazonian Peru. — Alytes 9: 23—32.

Beck, S. & H. Ellenberger (1960): Entwicklungsmöglichkeiten im Andenhochland in ökologischer Sicht. — Lehrstuhl Geobotanik, Göttingen.

Böhme, W. (1981): Zum Problem der Typisierung von *Rana leucophyllata* Beireis, 1783 (Salientia: Hylidae): Recherchen über ehemalige Sammlungen in Lüneburg und Helmstedt. — Bonn. zool. Beitr. 32: 283—295.

Böhme, W. & W. Bischoff (1984): Reptilien und Amphibien. — In: Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. Bonn. zool. Monogr. 19: 151—213.

Brame, A. H. & D. B. Wake (1963): The salamanders of South America. — Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 69: 1—72.

Caldwell, J. P. & C. W. Myers (1990): A new poison dart frog from Amazonian Brazil, with further revision of the *quinquevittatus* group of *Dendrobates.* — Amer. Mus. Nov. 1988: 1—21.

Cannatella, D. C. (1982): Leaf-frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura: Hylidae). — Copeia 1982: 501—513.

Cannatella, D. C. & W. E. Duellman (1982): Two new species of *Centrolenella,* with a brief review of the genus in Peru and Bolivia. — Herpetologica 38: 380—388.

Cei, J. M. (1949): Factores genético-raciales que diferencian la regulación hormonal del ciclo sexual en *Leptodactylus ocellatus* (L.) de la Argentina. «Razas de temperatura» y sus relaciones con algunas características climáticas regionales. — Acta zool. lilloana 7: 113—134.

Cei, J. M. (1971): Análisis sero-inmunológico de diferentes niveles de especiación del *Bufo* del grupo *spinulosus*. — Acta zool. lilloana 28: 91—105.

Cei, J. M. (1972a): *Bufo* of South America. — In: Blair, W. F.: Evolution in the genus *Bufo*, 82—92. Univ. Texas Press, Austin & London.

Cei, J. M. (1972b): Segregación corológica y procesos de especiación por aislamiento en Anfibios de la Pampa de Achala, Córdoba. — Acta zool. lilloana 29: 233—246.

Cei, J. M. (1980): Amphibians of Argentina. — Monit. Zool. Ital. Monogr. 2: 1—609.

Cody, M. L. (1986): Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. — In: Soulé, M. E.: Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity, 122—152. Sinauer, Sunderland/Massachusetts.

Cohen, R. (1962): La variación estacional esquelética como carácter diferencial morfofisiólogico específico en *Leptodactylus*. — Revta Soc. argent. Biol. 38: 277—287.

Crump, M. L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. — Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 61: 1—68.

Dubois, A. (1976): Deux *Rana cyanophlyctis* du Nepal aux yeux noirs (Amphibiens, Anoures). — Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon 45: 303—307.

Duellman, W. E. (1971a): The nomenclatural status of the names *Hyla boans* (Linnaeus) and *Hyla maxima* (Laurenti) (Anura: Hylidae). — Herpetologica 27: 397—405.

Duellman, W. E. (1971b): A taxonomic review of the South American hylid frogs, genus *Phrynohyas*. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 4: 1—21.

Duellman, W. E. (1972a): A new species of *Hyla* from Amazonian Ecuador. — Copeia 1972: 265—271.

Duellman, W. E. (1972b): South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). — Zool. Meded., 47: 177—192.

Duellman, W. E. (1972c): Taxonomic notes on *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) from the Upper Amazon Basin. — Herpetologica 30: 105—112.

Duellman, W. E. (1972d): A review of the Neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 11: 1—31.

Duellman, W. E. (1972e): A new species of *Hyla* from Amazonian Ecuador. — Copeia 1972: 265—271.

Duellman, W. E. (1973): Frogs of the *Hyla geographica* group. — Copeia 1973: 515—533.

Duellman, W. E. (1974a): A reassessment of the taxonomic status of some neotropical hylid frogs. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 27: 1—27.

Duellman, W. E. (1974b): A systematic review of the marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*) of the Andes of Ecuador. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 22: 1—27.

Duellman, W. E. (1976): Centrolenid frogs from Peru. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 51: 1—11.

Duellman, W. E. (1978): The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. — Misc. Pub. Nat. Hist. Univ. Kansas 65: 1—352.

Duellman, W. E. (1979): The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentation, and present communities. — In: Duellman, W. E.: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 7: 371—459.

Duellman, W. E. (1982a): A new species of small yellow *Hyla* from Perú (Anura: Hylidae). — Amphibia-Reptilia 3: 153—160.

Duellman, W. E. (1982b): Quarterny climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. — In: Prance, G. T.: Biological Diversification in the Tropics, 389—402. Columbia Univ. Press, New York.

Duellman, W. E. (1984): *Argenteohyla altamazonica*, a synonym of *Phrynohyas venulosa* (Amphibia: Anura: Hylidae). — Amphibia-Reptilia 5: 413—414.

Duellman, W. E. (1987): Two new species of marsupial frogs (Anura: Hylidae) from Peru. — Copeia 1987: 903—909.

Duellman, W. E. (1988): Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American Tropics. — Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 79—104.

Duellman, W. E. (1989): Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in Neotropical rainforests. — In: Harmelin-Vivien, M. L. & F. Bourlière: Vertebrates

in Complex Tropical Systems, 61—88. Springer, New York.

Duellman, W. E. (1990a): A new species of leptodactylid frog, genus *Ischnocnema*, from Peru. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 138: 1—7.

Duellman, W. E. (1990b): A new species of *Eleutherodactylus* from the Andes of Northern Peru (Anura: Leptodactylidae). — J. Herpetol. 24: 348—350.

Duellman, W. E. (1991a): A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Cordillera Occidental of Peru. — Herpetologica 47: 6—9.

Duellman, W. E. (1991b): A new species of leptodactylid frog, genus *Phyllonastes*, from Peru. — Herpetologica 47: 9—13.

Duellman, W. E. & M. L. Crump (1974): Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon Basin. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 23: 1—40.

Duellman, W. E. & T. H. Fritts (1972): A taxonomic review of the southern Andean marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*). — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 9: 1—37.

Duellman, W. E. & J. D. Lynch (1981): Nomenclatural resolution of the identities of *Hyla aurantiaca* and *Hyla lactea*. — J. Herpetol. 15: 237—238.

Duellman, W. E. & S. J. Maness (1980): The reproductive behavior of some marsupial frogs. — J. Herpetol. 14: 213—222.

Duellman, W. E., L. R. Maxon & C. A. Jesiolowski (1988): Evolution of marsupial hylid frogs (Hylidae: Hemiphractinae): immunological evidence. — Copeia 1988: 527—543.

Duellman, W. E. & O. Ochoa M. (1991): A new species of *Bufo* (Anura: Bufonidae) from the Andes of Southern Peru. — Copeia 1991: 137—141.

Duellman, W. E. & R. de Sa (1988): A new genus and species of South American hylid frog with a highly modified tadpole. — Trop. Zool. 1: 117—136.

Duellman, W. E. & C. A. Toft (1979): Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Perú: taxonomy and biogeography. — Herpetologica 35: 71—77.

Duellman, W. E. & L. Trueb (1988): Cryptic species of hylid marsupial frogs in Peru. — J. Herpetol. 22: 159—179.

Duellman, W. E. & L. Trueb (1989): Two new treefrogs of the *Hyla parviceps* group from the Amazon basin in southern Peru. — Herpetologica 45: 1—10.

Duellman, W. E. & M. A. Veloso (1977): Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): A biogeographic model. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 64: 1—46.

Dunn, E. R. (1942): The American caecilians. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 91: 439—540.

Dunn, E. R. (1948): American frogs of the family Pipidae. — Amer. Mus. Nov. 1384: 1—13.

Dunn, E. R. (1949a): Notes on the South American frog genus *Edalorhina*. — Amer. Mus. Nov. 1416: 1—10.

Dunn, E. R. (1949b): Notes on South American frogs of the family Microhylidae. — Amer. Mus. Nov. 1419: 1—21.

Fernandéz, K. (1926): Sopre la biologia y reprodución de batracios argentinos. — Boln. Acad. nac. cienc. Córdoba 29: 271—320.

Flores, G. & R. W. McDiarmid (1989): Two new species of South American *Centrolenella* (Anura: Centrolenidae) related to *C. mariae*. — Herpetologica 45: 401—411.

Frost, D. R. (1985): Amphibian Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference. — Allen Press, Lawrence.

Frost, D. R. (1986): A new *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from Ecuador. — Proc. Biol. Soc. Wash. 99: 214—217.

Gallardo, J. M. (1961): On the species of Pseudidae (Amphibia, Anura). — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 125: 111—136.

Gosner, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. — Herpetologica 16: 183—190.

Gray, P. & D. C. Cannatella (1985): A new species of *Atelopus* (Anura, Bufonidae) from the Andes of northern Peru. — Copeia 1985: 910—917.

Harding, K. A. (1983): Catalogue of New World Amphibians. — Pergamon Press, Oxford & Frankfurt.

Hedges, S. B. (1990): A new species of *Phrynopus* (Anura: Leptodactylidae) from Peru. —

Copeia 1990: 108—112.

Henle, K. (1981a): *Adenomera griseigularis*, eine neue Leptodactylidae-Art aus Peru (Amphibia: Salientia: Leptodactylidae). — Amphibia-Reptilia 2: 139—142.

Henle, K. (1981b): *Hyla elkejungingerae*, ein neuer Hylide aus dem peruanischen Regenwald (Amphibia: Salientia: Hylidae). — Amphibia-Reptilia 2: 123—132.

Henle, K. (1981c): *Argenteohyla altamazonica*, ein neuer Hylide mit paarigen, lateralen Schallblasen aus Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). — Amphibia-Reptilia 2: 133—137.

Henle, K. (1986): The status of *Bufo poepiggii* Tschudi 1845 (Anura: Bufonidae).— St. Neotrop. Fauna Environm. 20: 167—173.

Henle, K. (1991): *Ololygon pedromedinae* sp. nov., ein neuer Knickzehenlaubfrosch (Hylidae) aus Peru. — Salamandra 27: 76—82.

Henle, K. & A. Ehrl (1991): Zur Reptilienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen Anolis (Iguanidae) und zweier neuer Schlangen (Colubridae). — Bonn. zool. Beitr. 42: 143—180.

Henle, K., A. Ehrl & C. Pilgram (1983): Zum Biotop und zur Aufzucht des peruanischen Laubfrosches *Hyla elkejungingerae* Henle 1981. — herpetofauna, Weinstadt 24: 8—9.

Henle, K. & B. Streit (1990): Kritische Betrachtungen zum Artenrückgang und seinen Ursachen bei Amphibien und Reptilien. — Natur u. Landschaft 65: 347—361.

Heyer, W. R. (1970): Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). VI. Biosystematics of the *melanotus* group. — Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 191: 1—48.

Heyer, W. R. (1971): The frog genus *Leptodactylus* in Ecuador. — Proc. Biol. Soc. Wash. 84: 163—170.

Heyer, W. R. (1973): Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). — Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 251: 1—50.

Heyer, W. R. (1974): Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. — Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 253: 1—46.

Heyer, W. R. (1976): Notes on the frog fauna of the Amazon Basin. — Acta Amazonica 6: 369—378.

Heyer, W. R. (1978): The systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). — Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 29: 1—85.

Heyer, W. R. (1979): Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). — Smithsonian Contr. Zool. 301: 1—43.

Heyer, W. R. (1983): Clarification of the names *Rana mystacea* Spix, 1824, *Leptodactylus amazonicus* Heyer 1978 and a description of a new species, *Leptodactylus spixi* (Amphibia: Leptodactylidae). — Proc. Biol. Soc. Wash. 96: 270—272.

Heyer, W. R. (1984): The systematic status of *Adenomera griseigularis* Henle, with comments on systematic problems in the genus *Adenomera* (Amphibia: Leptodactylidae). — Amphibia-Reptilia 5: 97—100.

Hillis, D. M. & R. de Sa (1988): Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). — Herpetol. Monogr. 2: 1—26.

Hödl, W. (1990): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. — Fortschritte Zool. 38: 41—60.

Hoogmoed, M. S. (1990): Biosystematics of South American Bufonidae, with special reference to the *Bufo* "*typhonius*" group. — In: Peters, G. & R. Hutterer: Vertebrates in the Tropics, 113—123. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Hoogmoed, M. S. & J. E. Cadle (1991): Natural history and distribution of *Agalychnis craspedopus* (Funkhouser, 1957) (Amphibia: Anura: Hylidae). — Zool. Meded. 65: 129—142.

Hueck, K. (1966): Die Wälder Südamerikas. — Fischer, Stuttgart.

Jungfer, K.-H. (1989): Pfeilgiftfrösche der Gattung *Epipedobates* mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Peru. — Salamandra 25: 81—98.

Kneller, M. (1982): Die Fortpflanzung von *Dendrobates reticulatus* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. — Aquarium 153: 148—151.

Kneller, M. (1983): Beobachtungen an *Dendrobates fantasticus* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. — herpetofauna, Weinstadt, 4 (24): 15—18.

Kneller, M. (1987): Beobachtungen an *Phyllobates azureiventris* im natürlichen Lebensraum und im Terrarium. — herpetofauna, Weinstadt, 9 (50): 6—8.

Kneller, M. & K. Henle (1985): Ein neuer Blattsteiger-Frosch (Salientia: Dendrobatidae: *Phyllobates*) aus Peru. — Salamandra 21: 62—69.

Koepcke, H. W. (1958): Über die Wälder an der Westseite der peruanischen Anden und ihre tiergeographische Beziehung. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1957: 108—119.

Koepcke, H. W. (1961): Synökologische Studien an der Westseite der peruanischen Anden. — Bonn. geogr. Abh. 29: 1—320.

Koepcke, H. W. & M. Koepcke (1953): Die warmen Feuchtluftwüsten Perus (Eine Einteilung in Lebensstätten unter besonderer Berücksichtigung der Vögel). — Bonn. zool. Beitr. 4: 79—146.

Lamas, G. (1982): A preliminary zoogeographical division of Peru based on butterfly distributions (Lepidoptera, Papilionoidea). — In: Prance, G. T.: Biological Diversification in the Tropics, 336—357. Columbia Univ. Press, New York.

Lavilla, E. O. (1985): Diagnosis generica y agrupacion de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. — Physis, Buenos Aires, Sec. B, 43: 63—67.

Lescure, J. (1976): Étude de deux têtards de *Phyllobates* (Dendrobatidae): *P. femoralis* (Boulenger) et *P. pictus* (Bibron). — Bull. Soc. Zool. Fr. 101: 299—306.

Lescure, J. (1981): Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane française. VIII. Validation d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, et désignation d'un néotype. Description d'*Atelopus spumarius barbotini* nov. subsp. Données étho-écologiques et biogéographiques sur *Atelopus* du groupe *flavescens* (Anoures, Bufonidés). — Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris, sér. 4, sect. A, 3: 893—910.

Lescure, J. & J. P. Gasc (1986): Partage de l'éspace forestier par les amphibiens et les reptiles en Amazonie du Nord-Ouest. — Caldasia, Bogota 15: 707—723.

Lüling, K. H. (1972): Auf der blauen Kordillere lebt der rot-schwarze Färberfrosch. — Aquarium 6: 774—775.

Lüling, K. H. (1973): Nicht schön, aber selten ist der Lurch *Typhlonectes compressicaudus*. — Aquarium 43: 18—19.

Lüling, K. H. (1974a): Neue Nachrichten über den fast unbekannten Lurch *Typhlonectes compressicauda*. — Aquarium 60: 270—271.

Lüling, K. H. (1974b): Der Färberfrosch *Phyllobates bicolor* Bibron der Cordillera Azul (Peru). — Bonn. zool. Beitr. 2: 161—174.

Lutz, B. & G. R. Kloss (1952): Anfibios anuros do alto Solimões e Rio Negro. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz 50: 625—678.

Lynch, J. D. (1971): Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. — Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 53: 1—238.

Lynch, J. D. (1974a): New species of frogs (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) from the Amazonian lowlands of Ecuador. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 31: 1—22.

Lynch, J. D. (1974b): A new species of leptodactylid frog (*Ischnocnema*) from the Cordillera del Condor in Ecuador. — J. Herpetol. 8: 85—87.

Lynch, J. D. (1975a): A review of the broad-headed eleutherodactyline frogs of South America (Leptodactylidae). — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 38: 1—46.

Lynch, J. D. (1975b): A review of the Andean leptodactylid frog genus *Phrynopus*. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 35: 1—51.

Lynch, J. D. (1976): The species group of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 61: 1—24.

Lynch, J. D. (1979a): The amphibians of the lowland tropical forests. — In: Duellman, W. E.: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 7: 189—215.

Lynch, J. D. (1979b): A new frog species of the *Eleutherodactylus fitzingeri* group from the Pacific Andean versant in Ecuador. — Herpetologica 35: 228—233.

Lynch, J. D. (1980): A taxonomic and distributional synopsis of the Amazonian frogs of the genus *Eleutherodactylus.* — Amer. Mus. Nov. 2696: 1—24.

Lynch, J. D. (1986): Two new species of minute leptodactylid frogs from the Andes of Ecuador and Peru. — J. Herpetol. 42: 248—258.

Lynch, J. D. & J. Lescure (1980): A collection of eleutherodactyline frogs from northeastern Amazonian Peru with the description of two new species (Amphibia, Salientia, Leptodactylidae). — Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, sér 2, sect. A, 4: 303—316.

Macedo, H. de (1960): Vergleichende Untersuchungen an den Arten der Gattung *Telmatobius* (Amphibia: Anura). — Z. wiss. Zool., Abt. A, 163: 355—396.

McDiarmid, R. W. (1979): Reptiles and amphibians. — In: Pearson, D. L.: Preliminary Floral and Faunal Survey, Tambopata Reserved Zone, Madre de Dios, Peru, 6—7, 26. Peruvian Safari, Lima.

Melin, D. (1941): Contributions to the knowledge of the Amphibia of South America. — Meded. Göteborgs Mus. zool. avd. 88: 1—71.

Mudde, P. & M. van Dijk Rhijnuis (1984): Herpetologische waarnemingen in Costa Rica (V). Padden (Bufonidae). — Lacerta 42: 136—139.

Myers, C. W. (1982): Spotted poison frogs: descriptions of three new *Dendrobates* from Western Amazonia, and resurrection of a lost species from "Chiriqui". — Amer. Mus. Nov. 2721: 1—23.

Myers, C. W. (1987): New generic names for some neotropical poison frogs (Dendrobatidae). — Pap. Dep. Zool., S. Paulo, 36: 301—306.

Myers, C. W. & J. W. Daly (1979): A name for the poison frog of Cordillera Azul, eastern Peru, with notes on its biology and skin toxins (Dendrobatidae). — Amer. Mus. Nov. 2674: 1—24.

Nieden, F. (1923): Anura I. — Tierreich 46: 1—584.

Parker, H. W. (1940): The Percy Sladen Trust expedition to Lake Titicaca in 1937. Amphibia. — Trans. Linn. Soc. London 1: 203—216.

Patton, J. L., P. Myers & M. F. Smith (1990): Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru. — In: Peters, G. & R. Hutterer: Vertebrates in the Tropics, S. 355—371. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Pyburn, W. F. (1981): A new poison-dart frog (Anura: Dendrobatidae) from the forest of southern Colombia. — Proc. Biol. Soc. Wash. 94: 67—75.

Sayer, J. A., J. A. McNeely & S. N. Stuart (1990): The conservation of tropical forest vertebrates. — In: Peters, G. & R. Hutterer: Vertebrates in the Tropics, S. 407—419. Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schlüter, A. (1979): Bio-akustische Untersuchungen an Hyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). — Salamandra 15: 211—236.

Schlüter, A. (1980a): Bio-akustische Untersuchungen an Microhyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Microhylidae). — Salamandra 16: 114—131.

Schlüter, A. (1980b): Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — Salamandra 16: 149—161.

Schlüter, A. (1980c): Bio-akustische Untersuchungen an Leptodactyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Leptodactylidae). — Salamandra 16: 227—247.

Schlüter, A. (1981): Bio-akustische Untersuchungen an Bufoniden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Bufonidae). — Salamandra 17: 99—105.

Schlüter, A. (1984): Ökologische Untersuchungen an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru unter besonderer Berücksichtigung der Amphibien. — Diss. Univ. Hamburg, 300 S.

Schlüter, A. (1987a): Die Froschlurche an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru. I. Artenspektrum und Massenkonzert. — herpetofauna, Weinstadt, 9 (47): 11—20.

Schlüter, A. (1987b): Die Froschlurche an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru. II. Ökologische Betrachtungen. — herpetofauna, Weinstadt, 9 (50): 17—24

Schlüter, A. & J. Regös (1981): *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (Linneaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). — Amphibia-Reptilia 2: 117—121.

Schmidt, K. P. (1954): Notes on frogs of the genus *Telmatobius* with descriptions of two new Peruvian species. — Fieldiana Zool. 34: 278—287.

Schulte, R. (1979): *Dendrobates silverstonei* (Myers & Daly, 1979), ein neuer Giftfrosch aus Peru. — herpetofauna, Weinstadt, 1 (1): 24—30.

Schulte, R. (1981): *Dendrobates bassleri* — Freilandbeobachtungen, Haltung und Zucht. — herpetofauna, Weinstadt, 3 (12): 23—28.

Schulte, R. (1987a): Eine neue *Dendrobates*-Art aus Ostperu (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — Sauria, Berlin, 8 (3): 11—20.

Schulte, R. (1987b): Der Erstnachweis von *Dendrobates zaparo* (Silverstone, 1976) für Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — Sauria, Berlin 9 (1): 17—18.

Schulte, R. (1989): Nueva especie de rana venenosa del género *Epipedobates* registrada en la Cordillera Oriental, departamento de San Martin. — Bol. Lima 63: 41—46.

Schütte, F. & A. Ehrl (1987): Zur Haltung und Zucht der großen südamerikanischen Wabenkröte *Pipa pipa* (Linnaeus, 1758) (Anura: Pipidae). — Salamandra 23: 256—268.

Schütte, F. & M. Spieler (1986): Zur Haltung und Zucht von *Osteocephalus verruciger* (Werner, 1901). — herpetofauna, Weinstadt, 8 (44): 19—24.

Silverstone, P. A. (1975): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. — Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 21: 1—55.

Silverstone, P. A. (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). — Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County 27: 1—53.

Sinsch, U. (1986): Anfibios de la sierra central del Peru — Una clave de identificacion para adultos y larvas. — Bol. Lima 45: 23—33.

Sinsch, U. (1990): Froschlurche (Anura) der zentral-peruanischen Anden: Artdiagnose, Taxonomie, Habitate, Verhaltensökologie. — Salamandra 26: 177—214.

Taylor, E. H. (1968): The Caecilians of the World. A Taxonomic Review. — Univ. Kansas Press, Lawrence.

Titus, T. A., D. M. Hillis & W. E. Duellman (1989): Color polymorphism in neotropical treefrogs: an allozymic investigation of the taxonomic status of *Hyla favosa* Cope. — Herpetologica 45: 17—23.

Toft, C. A. & W. E. Duellman (1979): Anurans of the lower Rio Llullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. — Herpetologica 35: 71—77.

Tosi, J. A. (1960): Zonas de vida natural en el Perú. — Inst. Interamer. Cien. Agricol. Bol. Téc., Lima 5: 1—271.

Trueb, L. (1970): The generic status of *Hyla siemersi* Mertens. — Herpetologica 26: 254—267.

Trueb, L. (1974): Systematic relationships of Neotropical horned frogs, genus *Hemiphractus* (Anura: Hylidae). — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 29: 1—60.

Trueb, L. & W. E. Duellman (1971): A synopsis of Neotropical hylid frogs, genus *Osteocephalus*. — Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 1: 1—47.

Tschudi, J. J. von (1844—46): Untersuchungen über die Fauna Peruana. — St. Gallen.

Vellard, J. (1951): Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 1: 1—89.

Vellard, J. (1953): Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *marmoratus* y formas afines. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 2: 1—61.

Vellard, J. (1955a): Répartition des batraciens dans les Andes au sud de l'équateur. — Trav. Inst. fr. Études andines 5: 141—161.

Vellard, J. (1955b): Estudios sobre batracios andinos. III. Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 4: 1—28.

Vellard, J. (1957): Estudios sobre batracios andinos. IV. El género *Gastrotheca*. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 5: 1—47.

Vellard, J. (1959): Estudios sobre batracios andinos. V. El género *Bufo*. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 8: 1—61.

Vellard, J. (1960a): Estudios sobre batracios andinos. VI. Notas complementarias sobre *Telmatobius*. — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 10: 1—19.

Vellard, J. (1960b): Estudios sobre batracios andinos. VII. El género *Pleurodema* — Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado, Lima, 10: 1—12.

Wake, D. B., A. H. Brame & R. Thomas (1982): A remarkable new species of salamander allied to *Bolitoglossa altamazonica* (Plethodontidae) from Southern Peru. — Occ. Pap. Mus. Zool. Louisiana State Univ. 58: 1—21.

Wake, M. H. (1984): A new caecilian from Peru (Amphibia: Gymnophiona). — Bonn. zool. Beitr. 35: 213—219.

Zimmerman, B. L. & J. P. Bogart (1988): Ecology and calls of four species of Amazonian forest frogs. — J. Herpetol. 22: 97—108.

Zimmermann, H. & E. Zimmermann (1988): Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). — Salamandra 24: 125—160.

Zweifel, R. G. & C. W. Myers (1989): A new frog of the genus *Ctenophryne* (Microhylidae) from the Pacific lowlands of northern South America. — Amer. Mus. Nov. 2947: 1—16.

Appendix I: Checklist of Peruvian Amphibians

No complete checklist of amphibians of Peru exists. The following compilation is based on our own material, on an evaluation of the literature cited in the main part of this paper, and the following publications: Duellman (1987, 1990b, 1991a, b), Duellman & Ochoa (1991), Gray & Cannatella (1985), Hoogmoed & Cadle (1991), and Lynch (1986). Names in bold refer to species for which there are voucher specimens or photographic documents in the collections of the ZFMK.

Caecilia:

Caecilia attenuata, C. disossea, C. gracilis, C. inca, C. tentaculata
Epicrionops bicolor, E. lativittatus, E. peruvianus, E. petersi
Oscaecilia bassleri, ***O. koepckeorum***
Siphonops annulatus
Typhlonectes compressicauda

Caudata:

Bolitoglossa altamazonica, B. digitigrada, B. peruviana

Anura:

Pipidae:

Pipa pipa

Microhylidae:

Chiasmocleis bassleri*, *C. ventrimaculata
Ctenophryne geayi
Elachistocleis bicolor
Hamptophryne boliviana
Syncope antenori, S. carvalhoi

Leptodactylidae:

Adenomera andreae*, *A. hylaedactyla
Batrachophrynus brachydactylus, ***B. macrostomus***
Ceratophrys cornuta, C. stolzmanni
Edalorhina nasuta, ***E. perezi***
Eleutherodactylus aaptus, E. acuminatus, E. altamazonicus, E. cajamarcensis, ***E. carvalhoi***, *E. colodactylus, E. cosnipatae, E. danae, E. diadematus*, ***E. fenestratus***, *E. fitzingeri, E. granulosus, E. imitatrix, E. lacrimosus, E. lanthanites, E. lindae, E. lymani, E. lythrodes, E. malkini, E. mendax*, ***E. nebulosus***, *E. nigrovittatus*, ***E. ockendeni***, *E. pedrobardus*, ***E. peruvianus***, *E. pharangobates, E. rhabdolaemus, E. salaputium, E. schultei, E. scitulus,*

E. sulcatus, E. toftae, E. ventrimarmoratus, E. vilarsi
Hydrolaetare schmidti
***Ischnocnema quixensis**, I. saxatilis*
Leptodactylus bolivianus**, L. elenae, L. fuscus, L. knudseni, L. labrosus, **L. mystaceus**, **L. pentadactylus**, L. rhodomystax, **L. rhodonotus**, L. rhodostima, L. stenodema, L. ventrimaculatus, **L. wagneri
Lithodytes lineatus
Phrynopus bagrecito, P. bracki, P. cophites, P. lucida, P. montium, P. nebulanastes, P. parkeri, P. pereger, , P. peruanus, P. peruvianus, P. simonsii, P. wettsteini
Phyllonastes heyeri, P. lynchi, P. myrmecoides
***Physalaemus petersi**, P. pustulatus*
Pleurodema cinerea**, **P. marmorata
***Telmatobius arequipensis**, T. brevipes, T. brevirostris, T. crawfordi, **T. culeus**, T. ignavus, T. jelskii, T. juninensis, T. latirostris, **T. marmoratus**, T. rimac*
Vanzolinius discodactylus

Bufonidae:

*Atelopus erythropus, A. peruensis, A. rugulosus, A. seminiferus, **A. spumarius**, **A. tricolor***
***Bufo arequipensis**, **B. cophotis**, B. corynetes, B. dapsilis, **B. flavolineatus**, **B. glaberrimus**, B. granulosus, B. isneri, **B. limensis**, **B. marinus**, B. nesiotes, **B. spinulosus**, **B. trifolium**, **B. "typhonius"**, B. vellardi, B. veraguensis*
Dendrophryniscus minutus

Dendrobatidae:

Allobates femoralis
*Colosthetus brunneus, C. elachyhistus, C. littoralis, C. marchesianus, **C. nexipus**, C. peruvianus, C. sylvaticus, C. trilineatus*
*Dendrobates captivus, **D. fantasticus**, **D. imitator**, D. mysteriosus, **D. reticulatus**, D. sirens, D. vanzolinii, **D. variabilis**, D. ventrimaculatus,* (? *D. labialis* — status uncertain)
Epipedobates azureiventris**, **E. cainarachi**, E. parvulus, **E. petersi**, **E. pictus
*E. smaragdinus, **E. tricolor**, **E. zaparo***
Phobobates bassleri**, **P. silverstonei**, **P. trivittatus

Pseudidae:

Pseudis paradoxa

Centrolenidae:

Centrolenella azulae, C. bergeri, C. mariae, C. midas, C. munozorum, C. ocellata, C. phenax, C. pluvialis, C. siren, C. spiculata, C. trubae

Hylidae:

Agalychnis craspedopus
*Gastrotheca abdita, G. excubitor, G. galeata, G. griswoldi, G. lateonota, G. lojana, G. longipes, **G. marsupiata**, G. monticola, G. ochoai, G. pacchamana, **G. peruana**, G. rebeccae, G. testudinea, G. weinlandii*
Hemiphractus johnsoni, H. scutatus
*Hyla allenorum, **H. aperomea**, H. armata, H. balzani, **H. bifurca**, **H. boans**, H. bokermanni, **H. brevifrons**, H. calcarata, H. callipleura, **H. fasciata**, H. granosa, H. haraldschultzi, H. koechlini, **H. lanciformis**, H. leali, **H. leucophyllata**, **H. marmorata**, H. melanopleura, H. minuta, **H. parviceps**, **H. phyllognatha**, **H. punctata**, **H. rhodopepla**, H. riveroi, H. reticulata, **H. rossalleni**, **H. sarayacuensis**, **H. triangulum**, H. tuberculosa*
*Ololygon cruentomma, O. epacrorhina, **O. funerea**, **O. garbei**, **O. pedromedinae**, **O. rubra***
*Osteocephalus buckleyi, **O. elkejungingerae**, **O. leprieurii**, O. pearsoni, O. taurinus, O. verruciger*
*Phrynohyas coriacea, P. resinifictrix, **P. venulosa***
Phyllomedusa baltea**, P. bicolor, P. coelestris, P. duellmani, **P. palliata**, **P. tarsius**, P. tomopterna, **P. vaillanti
Scarthyla osinodactyla
Sphaenorhynchus carneus**, **P. lacteus
Trachycephalus jordani

Ranidae:
Rana bwana, *R. palmipes*

Three species reported to occur in Peru by Frost (1985) have been excluded from this list: the distribution area of *Eleutherodactylus platydactylus* and *Bufo fissipes* (Carabaya) formerly belonged to Peru but now is a part of Bolivia. *Bufo variegatus* is restricted to *Nothofagus*-forests, and the northern limit of its distribution runs through Chile and south of Peru (compare Cei 1980).

Dr. Klaus Henle, Institut für Landschaftsplanung, Azenbergstr. 12, D-7000 Stuttgart 1, Bundesrepublik Deutschland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 131—144	Bonn, Mai 1992

Zur Ökologie von *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) in der Dschungarischen Gobi (Reptilia; Agamidae)[1]

Frank Meyer & Olaf Zinke

Abstract. Ecological studies on a population of round-headed lizards, *Phrynocephalus helioscopus*, have been carried out in the Bulgan Valley in the Dshungarian Gobi of Mongolia. Its habitat and morphological and ethological adaptions are described. As to circadian activity, spatial distribution, and several behavioural patterns a close resemblance to other species of the genus *Phrynocephalus* was found. Reproduction data were collected and the state of the gonads was surveyed. The first eggs (3—5 per female) are deposited in May, a second generation follows in summer. A lot of predators cause a low survivorship among the juveniles. Analyses of digestive tracts show that this species is a myrmecophageous specialist.

Key words. Reptilia, Agamidae, *Phrynocephalus helioscopus*, habitat, behaviour, population structure, reproduction, diet composition, predation, Mongolia.

Einleitung

Der zu den Krötenkopfagamen zählende Sonnengucker *Phrynocephalus helioscopus* ist in Eurasien weit verbreitet, vom Wolgagebiet im Westen bis in die westliche Mongolei im Osten. Als ein typisch irano-turanisches Faunenelement besitzt diese Art ihren Verbreitungsschwerpunkt in Mittelasien (Peters 1984), ist jedoch bei ihrer Ausbreitung in Richtung Osten über eine Tieflandpforte auch geringfügig in die Dschungarische Gobi vorgedrungen, wobei bisher unklar ist, ob sie auch chinesisches Territorium erreicht hat. Während *Phrynocephalus versicolor* die dominierende Art der zentralasiatischen Wüsten darstellt und dementsprechend umfangreich bearbeitet wurde (Borkin & Semenov 1986; Semenov & Shenbrot 1989; Zamdodchikov & Gilmanov 1990), ist *P. helioscopus* nur sehr lokal verbreitet und gilt nach Kusmin et al. (1989) für die Mongolei als taxonomisch und ökologisch nahezu unerforscht. Die Autoren nahmen im Frühjahr 1988 an einer gemeinsamen Expedition der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und der Staatlichen Universität Ulan-Bator als Teil eines Langzeitprogramms zur Erforschung der Ökologie des Zentralasiatischen Bibers *Castor fiber birulai* teil. Dabei waren die nachstehenden Beobachtungen an einer Population von *Phrynocephalus helioscopus* möglich.

Lebensraum

Die Untersuchungsfläche liegt im südwestmongolischen Regierungsbezirk Aimak Chovd nahe der mongolisch-chinesischen Grenzstation Jarantai (46° 08' N/91° E;

---

[1] Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition seit 1962, Nr. 220.

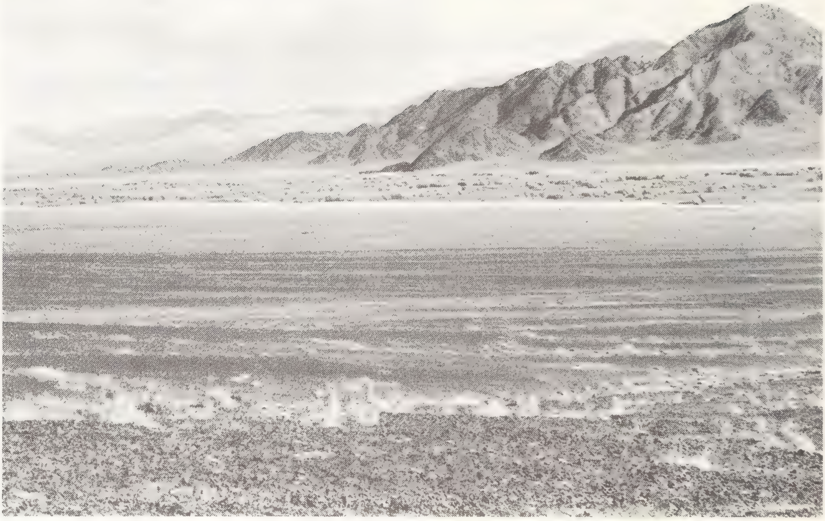


Abb. 1: Aue des Bulgan-gol nahe der chinesischen Grenze: die weiten Verebnungsflächen im Vordergrund sind Lebensraum von *Phrynocephalus helioscopus.*

1200 m NN). Der Charakter der Gebiete des Mongolischen Altais wird hier von einem kilometerbreiten Beckental bestimmt, welches von dem stark mäandrierenden Fluß Bulgan-gol in O-W-Richtung durchflossen wird. Von den begrenzenden Felshängen ziehen weite, flach abfallende Verebnungsflächen (Bels) bis zur Flußaue hinab, wobei sie von kleineren Trockentälern (Sairen) durchschnitten werden (Abb. 1).

Klimatisch ist das Bulgan-Tal durch seine starken Westwinde gekennzeichnet, die stellenweise äolische Landschaftsformen wie Ausblasungen oder Dünenbildungen verursachen (Hanelt 1970). Charakteristisch sind die fast niederschlagsfreien Winter, so daß der Großteil der jährlichen 200 mm Gesamtniederschlag im Zeitraum Mai—August als Regen fällt. In der Meteorologischen Station Bulgan werden Durchschnittswerte des Jahresmittels von 1.3 ° C, der Januartemperatur von —22.0 ° C und im Juli von 20.4 ° C gemessen (Stubbe & Dawaa 1983). Die Anzahl der Tage mit Plustemperaturen liegt im Jahresdurchschnitt bei 155, wobei der erste Frost in der Regel Mitte September, der letzte in der ersten Maidekade zu verzeichnen ist. Unsere Beobachtungen erfolgten im Zeitraum vom 25. 4 bis 1. 6. 1988.

Der graubraune, feinerdige und stellenweise versalzte Wüstenboden mit seiner Kiesdecke weist oberflächlich eine dünne verhärtete Schicht auf. Die Vegetation ist hier nur sehr spärlich ausgebildet, die Gesamtdeckung beträgt — relativ aspektunabhängig — 7—10 %. Hilbig (1990) spricht von einem Nanophytum-Reaumurio soongoricum, wobei neben den namensgebenden Arten auch *Anabasis*, *Artemisia terrae-albae*, *Allium mongolicum* und *Haloxylon ammodendron* wichtige Bestandsbilder sind.

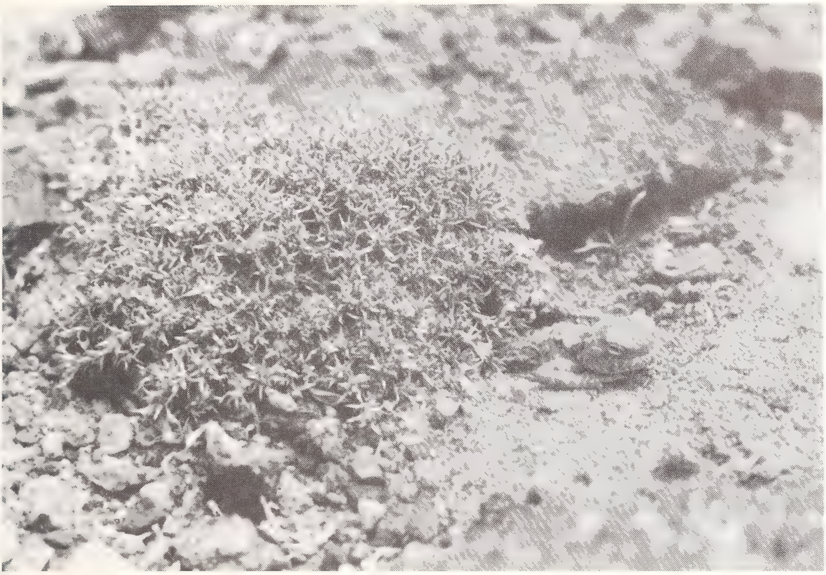


Abb. 2: *Nanophyton erinaceum*-Polster als Unterschlupf für *P. helioscopus* (hier ein immatures Exemplar).

Für *Phrynocephalus helioscopus* ist *Nanophyton erinaceum* (mongolisch: Tar) mit seinen stacheligen, halbkugelförmigen Polstern als Unterschlupf von großer Bedeutung. Während die Westseite eines solchen Polsters oft übersandet ist, bilden ansonsten Unterhöhlungen desselben ideale Versteckmöglichkeiten (Abb. 2). Die Oberseite wird gerne als Sonnenplatz und Sitzwarte angenommen. Einem Feuchtegradienten folgend ist im Bulgantal eine sehr deutliche Zonierung der Vegetationsgesellschaften zu erkennen. Die Tar-Wüste geht in Richtung des Flusses sehr abrupt in einen Kamelgras- (*Lasiagrostis splendens*) Steppengürtel über. Weder hier noch in den bereits erwähnten Sairen mit einer besseren Grundwasserversorgung und einem Bewuchs mit *Caragana leucophloea* konnte *P. helioscopus* jemals beobachtet werden, wobei selbst die nur wenige Meter breiten Übergangsbereiche gemieden wurden. Dies läßt auf eine sehr starke Habitatbindung schließen, andererseits werden durchaus nicht alle ähnlich erscheinenden Gebiete in gleicher Weise besiedelt. Auf der anderen, südlichen Flußseite konnten bei nahezu identischen mikroklimatischen, edaphischen und floristischen Verhältnissen keine *P. helioscopus*, dafür aber *P. versicolor* in sehr hohen Individuendichten nachgewiesen werden. Ob dieses Phänomen auf die Bedeutung des Flusses als Ausbreitungsbarriere und Isolationsfaktor oder aber auf interspezifische Konkurrenz und allotope Verbreitung zurückgeht, bedarf einer genaueren Prüfung.

Aktivität und Verhalten

Phrynocephalus helioscopus ist hinsichtlich seiner Färbung und Zeichnung hervorragend dem Untergrund angepaßt. Andrushko (1955) beschreibt eine substratab-

hängige und regionale Variabilität der Extremitäten- und Schwanzfärbung. Die Körperoberseite weist auf blaugrauem Grund unregelmäßige Flecken auf, während Schwanz und Extremitäten oberseits mehr oder weniger scharf abgegrenzte, dunkle Querbänderungen zeigen. Die Adulti besitzen im Nackenbereich zwei karmin- bis ziegelrote Flecken und 5 bis 8 hellblaue Fleckenpaare auf dem Rücken, die sich nur schwach von der grauen Grundfarbe abheben. Somit ist eine kryptische Tracht gegeben, die das Tier in Ruhelage optisch mit dem Wüstenboden verschmelzen läßt. Diese spezielle Anpassung dürfte die bereits oben erwähnte, sehr strenge Habitatbindung bedingen — auf dem Sandboden des sich unmittelbar anschließenden Kamelgrasgürtels wären diese Tarneffekte nicht mehr gegeben.
Die von anderen Autoren (Schleich 1976; Bischoff 1978) beschriebene insulare oder kolonieartige Dispersion der Individuen konnte in unserem Falle nicht für die Gesamtpopulation bestätigt werden. Die Juvenes kamen oft in Aggregationen von 4—5 Individuen auf einer Fläche von ca. 10 m² vor, wobei vermutet wird, daß es sich hierbei um Tiere eines Wurfes (der 2. Generation des Vorjahres) handelt, die den Übergang zur solitären Lebensweise noch nicht vollzogen haben. In einigen Fällen konnte auch eine sehr enge Nachbarschaft einzelner Jungtiere mit alten Weibchen beobachtet werden, die sich zum Beispiel gemeinsam auf einem *Nanophyton-erinaceum*-Polster sonnten. Die räumliche Verteilung geschlechtsreifer Individuen korreliert stark mit dem Vorhandensein typischer Requisiten. So interpretieren wir die recht geringe Individuendichte von maximal 5 Exemplaren pro Hektar (∅ 2—3 Tiere) als Folge eines sehr schütteren Bewuchses mit *Nanophyton erinaceum* und der ansonsten charakteristischen Strukturarmut des Gebietes. Die Abundanz scheint auch in anderen Teilen des Areals 10 Individuen/ha nicht zu übersteigen (Shenbrot 1987). Neben kleinen Löchern unter den Tar-Pflanzen, die von der Tätigkeit unterschiedlichster bodenbewohnender Insekten und Spinnen herrühren, konnte in mehreren Fällen gezeigt werden, daß auch Baue der Springmaus *Allactaga sibirica* und anderer Dipodidae als Unterschlupf angenommen werden. Bei Mark-Recapture-Versuchen an jeweils 5 markierten ♂ und ♀ über einen Zeitraum von 2 Wochen wurde deutlich, daß insbesondere die ♂ sehr standorttreu sind und sich oft nur wenige Meter von ihrem meist leicht erhöhten Sonnenplatz entfernen. Ein Territorialverhalten konnte in derart ausgeprägter Form für die ♀ nicht nachgewiesen werden: hier ist der Aktionsradius größer und die Bindung an den Unterschlupf, zu dem sie immer wieder zurückkehren, anscheinend deutlich geringer. Bei Home range-Untersuchungen an *P. versicolor* in der Transaltai-Gobi konnten Semenov & Borkin (1985) Reviergrößen von durchschnittlich 620 bis 750 m² ermitteln, die aber Maximalwerte von weit über 2000 m² erreichen konnten. Dabei waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern erkennbar, Revierüberlappungen waren die Regel.

Im engen Zusammenhang mit dem nahezu perfekten Tarnvermögen steht die für Reptilien auffällig geringe Fluchtdistanz, die zudem noch stark temperaturabhängig ist und von 0.5 m bei kalter bis zu 2.5 m bei heißer Witterung reichen kann. Die Flucht läuft nach einem recht einheitlichen Schema ab: das Tier legt zunächst pfeilschnell eine Strecke von 0.3—1.0 m zurück und verharrt dann in gedeckter, an den Erdboden gepreßter Haltung. Bei fortgesetzter Verfolgung wiederholt sich dieser Vorgang (insgesamt einem Zick-Zack-Muster entsprechend) weitere 3 bis 4 Male. Die

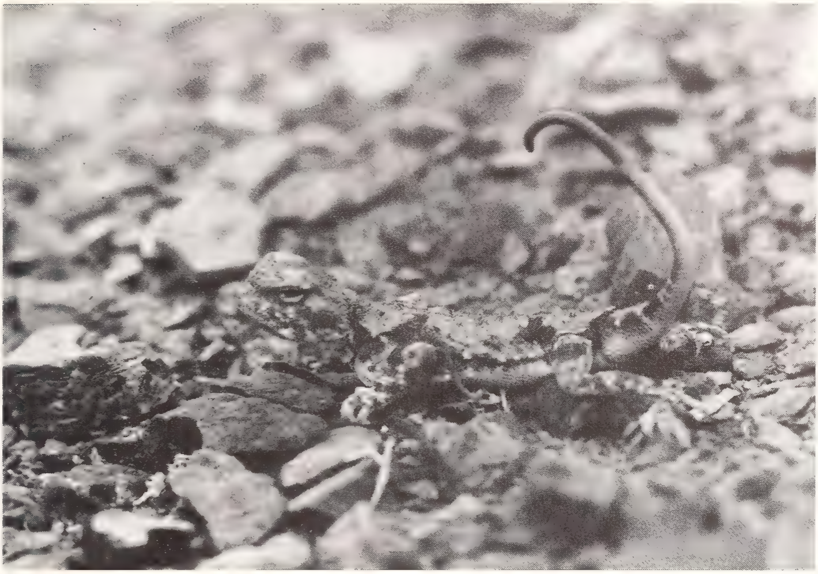


Abb. 3: Charakteristische Drohhaltung eines Männchens.

offenbar nicht vorhandene Ausdauer und recht große Trägheit bewirkt, daß die Agamen dann mit ansonsten angepreßtem Oberkörper den eingerollten Schwanz mit den geschlechtsspezifischen Signalfarben auf dessen Unterseite präsentieren (Abb. 3). Diese Färbung, die sich auf die Schwanzspitze beschränkt, unterliegt nach Ananyeva (1981) einer starken geographischen Variabilität innerhalb des Areals und ist im untersuchten Gebiet bei den ♂ ziegelrot, bei den ♀ stahl- bis türkisblau. Bei Berührung verfielen die Tiere oft in akineseartige Zustände, wobei ein hohlkreuzartiges Durchbiegen des Oberkörpers am häufigsten beobachtet wurden. Eine andere Verhaltensweise, die ebenfalls durch Berührung provoziert wurde, besteht in einem seitlich durchgebogenen Hohlkreuz derart, daß nur ein Vorder- und ein Hinterbein auf dem Boden standen, während die collateralen Extremitäten und der Kopf (mit geschlossenen Augen) in die Luft gerichtet waren. Viele Verhaltenselemente, bei denen dem Einsatz des Schwanzes eine besondere Bedeutung zukommt, laufen auch bei anderen Vertretern der Gattung *Phrynocephalus* sowie anderen Agamiden sehr ähnlich ab. Vergleichende ethologische Studien von Rogovin (1989) und Dunayev (1989) belegen die hohe Uniformität verschiedener ritualisierter Handlungsweisen und -muster des Territorial-, Imponier-, Abwehr-, Flucht- und Paarungsverhaltens.

Die circadiane Aktivität ist in gewissen Grenzen witterungsabhängig, wobei die Temperatur von entscheidender Bedeutung zu sein scheint. Als Mindesttemperatur für das Verlassen der Verstecke konnte 12 ° C an der Bodenoberfläche ermittelt werden. Zuerst erschienen die Juvenes, die auch abends am längsten zu sehen waren. Die Adulti tauchten manchmal erst Stunden später auf, waren aber auch bei starkem Wind, fast orkanartigen Stürmen, unmittelbar nach Hagelschauern und selbst bei leichtem Nieselregen zu beobachten, wenn auch die lokomotorische Aktivität in solchen Fällen auf sehr langsame Bewegungen reduziert und das Fluchtverhalten praktisch eingestellt war. Bei sonnigem, windstillem Wetter zeigte die Aktivität einen typisch bimodalen Verlauf mit einem Vor- und Nachmittagspeak sowie einer deutlichen Mittagsdepression, während der die Tiere ihre Schlupflöcher aufsuchten. In einem Fall wurde jedoch ein adultes Weibchen bei 41 ° C Bodentemperatur bei einem Sonnenbad beobachtet. Den wesentlich ungünstigeren Temperaturverhältnissen im Frühjahr und Herbst wird mit einem eingipfligen Aktivitätsverlauf entsprochen (Rustamov & Shammakov 1967).

Reproduktion und Populationsaufbau

Dem Untersuchungsgebiet wurden 43 Individuen entnommen und nach der Bestimmung von Körpergewicht und äußeren Maßen mit Essigsäureethylester getötet, in 70%igem Alkohol konserviert und im Bestand der Vertebratensammlung des Institutes für Zoologie Halle (IZH) archiviert. Einige Belegstücke befinden sich im Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). Der Entwicklungszustand der Gonaden wurde nach Abschluß der Expedition bestimmt, so daß sich die im folgenden angegebenen Maße auf bereits fixierte Testes und Ovarien beziehen. Das Material wurde im Zeitraum 4. bis 28. V. 1988 gesammelt, wobei nicht-selektiv gefangen wurde.

In Übereinstimmung mit Andrushko (1955) sind anhand der Körpermaße und Gonadengrößen zwei Altersklassen unterscheidbar. Die Gruppe I (n = 11) ist durch eine Kopf-Rumpf-Länge (KRL) = 43 mm und sich entwickelnde Gonaden gekennzeichnet, die Gruppe II (n = 32) hingegen weist eine KRL = 46 mm und aktive Gonaden auf. Der Geschlechtsdimorphismus, der sich erst hier manifestiert, ist sowohl an Färbungsunterschieden als auch geschlechtsspezifischen Körperproportionen nachweisbar.

Ohne Berücksichtigung der verschiedenen Altersgruppen stehen 19 untersuchten Männchen 24 Weibchen gegenüber, was ein Geschlechterverhältnis von 1 : 1.26 zugunsten der ♀ ergibt. Rustamov & Shammakov (1967) ermittelten in Turkmenien ein Verhältnis von 1 : 1 (149 ♂ : 145 ♀), nach Ausschluß der nichtgeschlechtsreifen Individuen 1.1 : 1 (84 ♂ : 74 ♀). Unter den 32 adulten Tieren vom Bulgan-gol fanden wir jedoch nur 10 Männchen und somit ein Geschlechterverhältnis von 1 : 2.2. Die Testes der 10 geschlechtsreifen ♂ sind 6.5—8.0 mm lang ($\bar{x}$ = 7.55 mm). Das frei in die Bauchhöhle hereinragende Fettgewebe ist bereits vollständig aufgebraucht und makroskopisch nicht mehr nachweisbar. Daryevski (1960a) registriert dessen vollständiges Verschwinden bei armenischen Populationen gegen Ende April und den Beginn der Hodenreduktion Mitte Mai, welche Ende Juli, Anfang August beendet ist. Betrachtet man die Hodenlänge der adulten ♂ in der Zeitabfolge ihres Fanges, so wird auch in unserem Falle diese Tendenz in der zweiten Hälfte des Monats Mai deutlich.

Im Gegensatz zu den Männchen, die bereits mit aktiven Hoden in die Winterruhe gehen, finden sich während dieser Zeit bei der Mehrzahl der geschlechtsreifen Weibchen in jedem Ovar 2—3 gelbe Oozyten mit einem Durchmesser von 2.5 bis 3.5 mm, aus denen im folgenden Jahr die erste Frühjahrsgeneration hervorgeht (Daryevski 1960a). Der Reifeprozeß der Eier nach der Winterruhe wird vom gleichen Autor als sehr kurz beschrieben, so daß bereits Ende April die nunmehr durchschnittlich 8—9

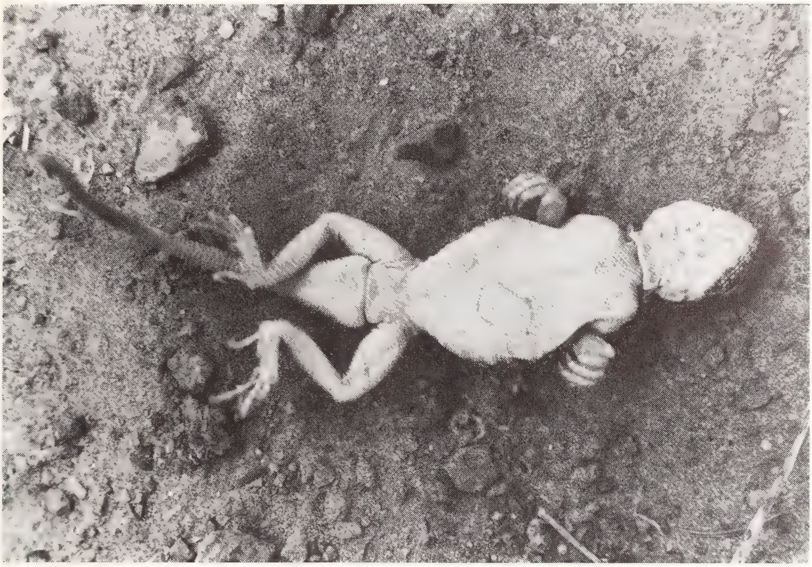


Abb. 4: Bißabdrücke an Bauch und Flanken bleiben bei beiden Geschlechtern nach der Paarung zurück.

mm langen Oozyten von Ovidukt aufgenommen werden und im Ovar die nächste Generation von 4—5 Eiern zu reifen beginnt. Gleiche Verhältnisse lassen die 22 von uns untersuchten, an der Frühjahrsreproduktion beteiligten Weibchen erkennen: 16 davon (72.2 %) zeigen äußerlich gut sichtbare, legereife Eier. Bereits erfolgte Verpaarungen werden bei 7 ♀ durch Abdrücke von Kopulationsbissen dokumentiert (Abb. 4). Bißverletzungen als Anzeiger zurückliegender Fortpflanzungsaktivitäten zeigten ebenfalls 4 ♂ — eine Beobachtung, die bei anderen Autoren keine Erwähnung findet.

Die an 15 ♀ ermittelten Eimaße (n = 59) ergeben eine Länge von 11—16 mm ($\overline{x}$ = 13.50 mm, S = 1.08) und eine Breite von 7—9 mm ($\overline{x}$ = 8.14, S = 0.39). Die Gelegegröße schwankt zwischen 3 und 5 bei einer relativen Gleichverteilung auf den rechten und linken Ovidukt. Betrachtet man zusätzlich die im Ovar heranreifenden Oozyten der Folgegeneration, zeigen sich im Bezug auf die ermittelte Gelegegröße analoge Verhältnisse (Tab. 1).

Chernov (1954, zit. in Ananyeva 1981) gibt die Größe der Eier von *P. helioscopus* zwischen Wolga und Ural mit 7 x 11 bis 8.2 x 12.5 mm bei einer von Alter und Größe des Weibchens abhängigen Gelegegröße von 2—7 Eiern an. In Turkmenien (Rustamov & Shammakov 1967) schwankt die Eizahl zwischen 2 und 10, liegt aber hauptsächlich bei 4—5 (bei 23 von 29 ♀).

Sechs, am 19. und 20. 5. gefangene, adulte Weibchen hatten das erste Gelege bereits gezeitigt. Die in den Ovarien reifenden Oozyten der zweiten Generation sind mit 5 x 5 bis 8 x 6 mm deutlich größer als die derer mit legereifen Eiern, die nur in einem Fall 6 x 5 mm erreichen, in der Regel jedoch unter 4 x 4 mm messen. Da bei allen vor dem 15. 5. gefangenen, adulten Weibchen legereife Eier nachgewiesen wur-

Tabelle 1: Anzahl und Rechts-Links-Verteilung der legereifen Eier bei 15 graviden Weibchen sowie der heranreifenden Oozyten der 2. Generation.

	legereife Eier (n = 15)				Oozyten 2. Gen. (n = 17)			
	$\overline{x}$	S	Min	Max	$\overline{x}$	S	Min	Max
rechts	1.93	0.46	1	3	2.06	0.43	1	3
links	2.00	0.38	1	3	1.94	0.43	1	3
gesamt	3.93	0.59	3	5	4.00	0.61	3	5

den, kann der früheste Zeitpunkt der Eiablage am Bulgan-gol in der Mitte des Monats Mai angenommen werden. Legt man die von Chernov angegebene Zeitigungsdauer von ca. 40 Tagen zugrunde, beginnt der Schlupf der ersten Jungtiere in der letzten Junidekade.

Bestimmt durch die klimatischen Bedingungen können bei *Phrynocephalus helioscopus* 2 oder 3 Gelege pro Jahr beobachtet werden (Daryevski 1960b, Rustamov & Shammakov 1967, Ananyeva 19981). Daryevski untersuchte an zwei armenischen Populationen die Abhängigkeit der Gelegezahl vom vornehmlich durch die Höhenlage geprägten Lokalklima. Es wurden bei 700—900 m über NN zwei, in einem 35 km entfernten Gebiet bei 170 m über NN hingegen drei Gelege gefunden.

Die klimatischen Gegebenheiten im Untersuchungsgebiet an der östlichen Verbreitungsgrenze der Art machen die jährliche Zeitigung von 3 Gelegegenerationen sehr unwahrscheinlich. Die immaturen Individuen im Mai entstammen der 2. Vorjahresgeneration und beteiligen sich im Sommer, spätestens im nächsten Frühjahr, d. h. nach zwei Überwinterungen, am reproduktiven Geschehen. Die bereits fortgeschrittene Differenzierung der Gonaden (Länge der Testes 2—5 mm, 1—3 Oozyten von 2 mm Durchmesser) deutet auf eine Beteiligung an der Sommerreproduktion hin.

Die Populationsdynamik von *P. helioscopus* wird sehr konträr diskutiert. Rustamov & Shammakov (1967) legen einem Populations-Turnover von etwa einem Jahr eine hohe Sterblichkeit der Adulti zugrunde. Dagegen ergaben Markierungsexperimente von Daryevski (1960b) eine maximale Lebenserwartung von 3—4 Jahren (bestätigt von Shenbrot 1987) und extrem hohe Mortalitätsraten unter den Juvenes: 50 % sterben in den ersten 2 Wochen nach dem Schlupf, nach einem Monat sind noch 30 % und nach dem ersten Winter nur noch 15 % am Leben. Die Altersstruktur der von uns untersuchten Population nach der ersten Winterruhe (deutliches Überwiegen adulter Individuen) deutet ebenfalls auf hohe Verluste unter den Jungtieren hin. Die vollständige Erneuerung der Population dauert sicher länger als ein Jahr.

Stellung im trophischen Gefüge

Bei 43 gesammelten Tieren wurden die Magen-Darm-Trakte entnommen, der Inhalt fixiert und freundlicherweise durch Herrn Christian Kutzscher (Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde) auf ihre Zusammensetzung untersucht. Trotz starker Deformierung infolge fortgeschrittener Verdauungsprozesse war eine quantitative Auswertung möglich, wobei insbesondere die chitinisierten Kopfkapseln, Flügel und Flügeldecken sehr gut erhalten waren. Mit Ausnahme weniger Gastropoden handelte es sich bei den Beutetieren vor allem um Klein- und Kleinstarthropoden, wobei die maximalen Abmessungen in einem Bereich von 10 x 5 mm (Tenebrionidae) liegen.

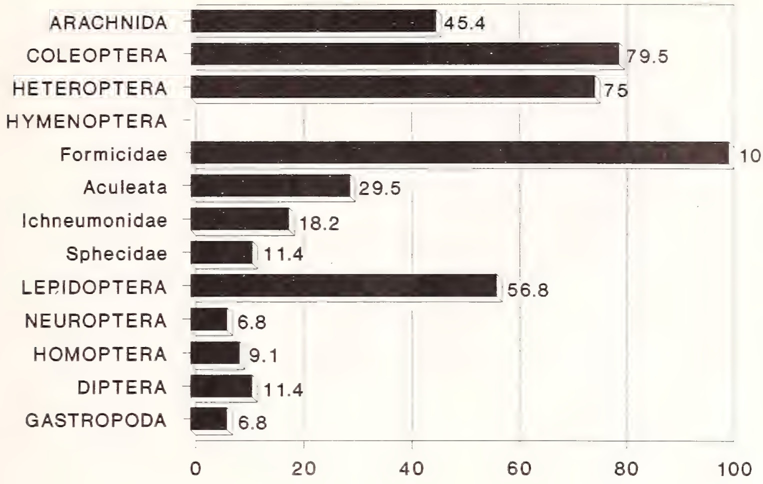


Abb. 5: Nachweishäufigkeit der Beutetiertaxa in % (n = 43).

Abb. 5 gibt die in der Nahrung nachgewiesenen Organismengruppen und die Frequenz ihres Auftretens wieder.

Der hohe Anteil von Hymenopteren und dabei besonders von Formiciden stimmt mit den Befunden einer Vielzahl von Autoren überein, die nahrungsökologische Studien in anderen Teilen des Areals anstellten (Clark et al. 1966; Daryevski 1960; Kartashov 1955; Rustamov & Shammakov 1967). Chugunova (1987) weist auch für andere Phrynocephalen morphologische Anpassungen an die myrmecophage Ernährungsweise anhand des Zahnbaus nach, wobei die Form der acrodonten Zähne und ihre sehr dichte Anordnung von besonderem adaptiven Wert sind. Andrushko (1955) konnte bei Langzeitstudien an kasachischen Populationen signifikante Unterschiede zwischen Jung- und Alttieren feststellen: während bei erstgenannten die Formiciden nur 39 % der Beutetiere ausmachten, wächst der Anteil auf 85 % bei den Adulti. Ob diese Tatsache mit der ontogenetischen Herausbildung des Zahnsystems korreliert, die nach Ananyeva (1981) ziemlich spät abgeschlossen ist, wäre zu prüfen.

Auch Coleopteren nehmen einen festen Platz im Beutespektrum ein, wobei im vorliegenden Falle Coccinelliden auffällig vertreten sind, obwohl sie sonst auf Grund ihres toxischen Hämolymphglykosids Canthadarin selten Beute von Freßfeinden werden. Besonders bemerkenswert ist auch das zahlreiche Vorhandensein von Heteropteren, zumal diese wegen ihrer Stinkdrüsen in der Regel gemieden werden.

In den 43 Proben konnten insgesamt 1626 Beutetiere gezählt und determiniert werden (Abb. 6).

Terbish (1986) untersuchte 46 Exemplare des nahe verwandten *Phrynocephalus versicolor* aus der Dschungarischen Gobi und gelangte dabei zu sehr ähnlichen Ergebnissen: 86.1 % der Beutetiere haben eine Länge von 4—10 mm; auch hier ist der dominierende Anteil von Hymenopteren mit 71.5 % (Formiciden 64.7 %) auffällig,

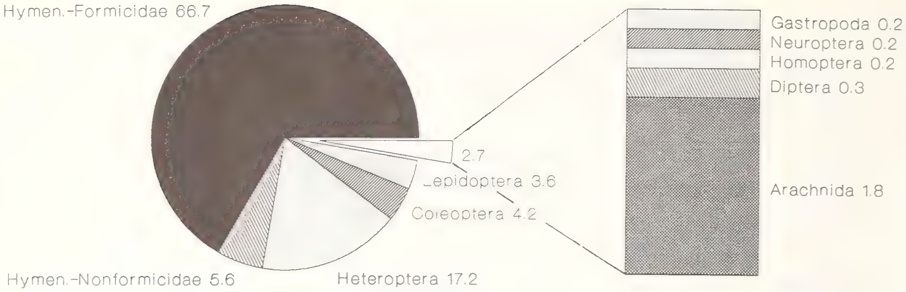


Abb. 6: Prozentuale Zusammensetzung der Nahrung (n= 1626 Beutetiere).

welche von Coleopteren (vor allem Curculionidae, Tenebrionidae, Melyridae) mit 22.5 und Lepidopteren mit 2.7 % gefolgt werden. Erwähnenswert ist jedoch der deutlich geringere Stellenwert von Arachniden und das völlige Fehlen von Heteropteren.

In mehreren Fällen konnten die Agamen beim Beutegreifen beobachtet werden. Die Tiere sitzen auf leicht erhöhten „Sitzwarten", meist *Nanophyton*-Polstern oder Steinen, von denen sie den Beutetieren auflauern und warten, bis diese sich bis auf wenige Zentimeter annähern (Abb. 7). Dann wird das Objekt blitzschnell gepackt und kann auf Grund der geringen Größe sofort verschluckt werden. Auf diese Art und Weise können beträchtliche Mengen aufgenommen werden. So wurden aus einem Magen 3 Arachniden, 1 Coleoptere, 35 Heteropteren und 38 Hymenopteren

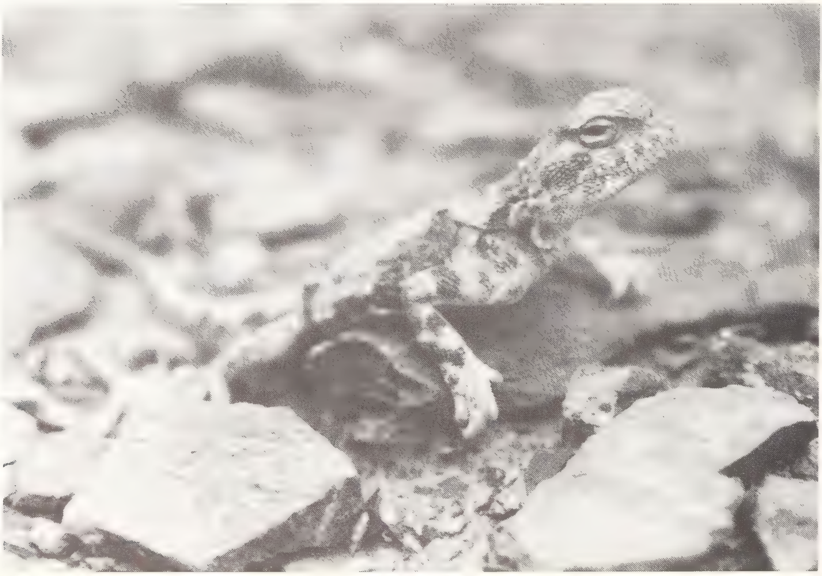


Abb. 7: Der Sonnengucker (*Phrynocephalus helioscopus*) als Lauerjäger.

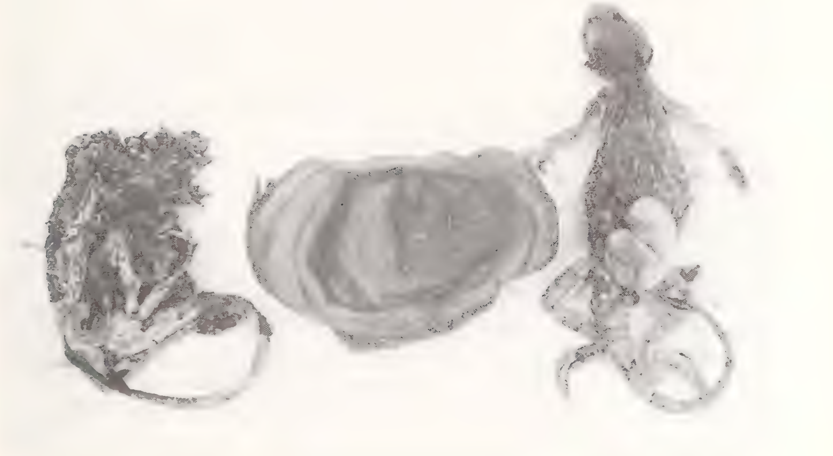


Abb. 8: *Phrynocephalus* im Magen der Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*).

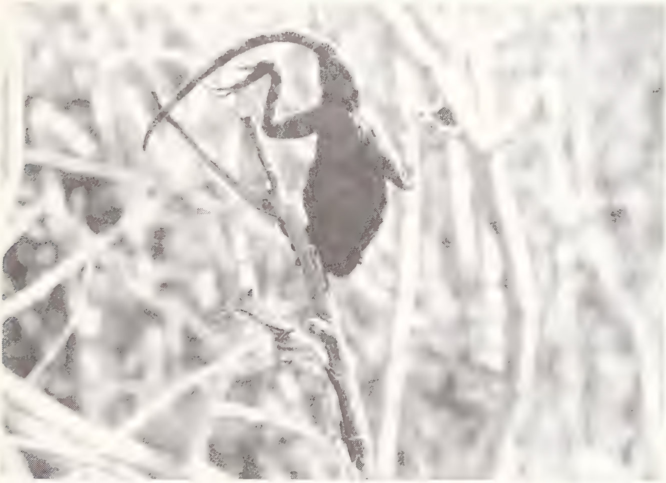


Abb. 9: Beuterest von *Lanius isabellinus.*

(Formiciden) isoliert. Eine andere Probe erbrachte 2 Arachniden, 4 Coleopteren, 22 Heteropteren, 1 Lepidoptere und 124 (!) Hymenopteren (121 Formiciden, 3 Aculeaten). Ungewöhnlich erscheinen auch drei nachgewiesene Myrmeleoniden, die neben dem beschriebenen Ansitzen als Lauerjäger auch andere Strategien des Nahrungserwerbs vermuten lassen.

Obwohl die kryptische Tracht eine gute Anpassung gestattet, macht die Spezifik des Fluchtverhaltens (sehr geringe Fluchtdistanzen, geringe Schnelligkeit und Ausdauer) die Agamen zu einer wehrlosen und leicht verfügbaren Beute. Die bereits oben erwähnte hohe Mortalität, vor allem unter den Juvenes, wird als eine Folge hohen Drucks durch Freßfeinde interpretiert. Piechocki (1968) erwähnt vor allem den Rötelfalken (*Falco naumanni*), aber auch Turmfalken (*F. tinnunculus*) und Hochlandbussard (*Buteo hemilasius*) als teilweise spezialisierte Prädatoren. Wir konnten *Phrynocephalus* im Magen der Lachseeschwalbe (*Gelochelidon nilotica*) nachweisen, welche regelmäßig vom naheliegenden Brutgebiet zu Nahrungsflügen in die Tarwüste flog (Abb. 8). Auch Rabenvögel werden oft als Beutegreifer angegeben: in Gewöllen der Rabenkrähe (*Corvus corone corone*) konnten *Phrynocephalus*-Unterkieferknochen festgestellt werden. In Sträuchern der Fabacee *Caragana leucophloea* fanden wir in mehreren Fällen an Dornen aufgespießte Agamen als Tätigkeitsmerkmale des Isabellwürgers (*Lanius isabellinus*) (Abb. 9), wobei Piechocki (1968) auch *Lanius excubitor* und *L. cristatus* angibt. Auf den Verzehr von Phrynocephalen durch Füchse weisen Stubbe & Chotolchu (1968) hin. Mit hoher Wahrscheinlichkeit zählt die ebenfalls im Gebiet vorkommende Halysotter (*Agkistrodon halys*) auch zu den potentiellen Freßfeinden, ohne daß ein Nachweis erbracht werden konnte.

Danksagung

An dieser Stelle sei dem Leiter der Expedition, Herrn Prof. Dr. M. Stubbe (Institut für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg) für die uns gewährte Hilfe und großzügige Unterstützung gedankt. Herrn Christian Kutzscher, Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, gilt unser besonderer Dank für die qualitative Aufarbeitung der Magen-Darm-Inhalte. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts bedanken wir uns bei Herrn Dipl.-Biol. F. J. Obst, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.

Zusammenfassung

Eine Population der an ihrer östlichen Verbreitungsgrenze wenig untersuchten Krötenkopfagame *Phrynocephalus helioscopus* war Gegenstand ökologischer Untersuchungen. Der Lebensraum der Art sowie die morphologischen und ethologischen Anpassungen an diesen werden beschrieben. Hinsichtlich der Dispersion, Tagesaktivität und beobachteter Verhaltensweisen werden Übereinstimmungen mit anderen Vertretern der Gattung deutlich. Der Zustand der Gonaden wurde untersucht. Die ersten Eier (3—5 pro Gelege) werden Mitte Mai abgelegt, es tritt eine zweite Jahresgeneration auf. Hohe Mortalitätsraten unter den Juvenes werden vor allem durch einen starken Prädatorendruck verursacht. Nahrungsanalysen bestätigen die Art als myrmecophagen Spezialisten.

Literatur

Ananyeva, N. B. (1981): *Phrynocephalus* Kaup, 1825 — Krötenkopfagamen. — In: Handb. Rept. Amph. Europas, Bd. 1, Echsen (Sauria) I, Aula Wiesbaden, 178—216.

Andrushko, A. M. (1955): Presmykayushchiyesya kasakhskovo nagorya i yikh khosyaistvennoye snacheniye. — Uch. zap. Leningradsk. Univ. 181: 19—43. (Russ.)

Bischoff, W. (1978): Beitrag zur Kenntnis der Echsen des Kaukasus. — Salamandra, Frankf. a. Main 14 (4): 178—202.

Borkin, L. Yu. & D. V. Semenov (1986): Temperature and diurnal activity of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia; Agamidae) in Zaaltaian Gobi. — Zool. Zh. 65 (11): 1655—1663. (Russ., Engl. Summ.)

Chugunova, T. Yu., E. I. Vorobyeva & D. V. Semenov (1987): Comparative analysis of the dental system and the feeding of the round-headed lizards of the genus *Phrynocephalus* (Reptilia, Agamidae). — Zool. Zh. 66 (5): 746—758. (Russ., Engl. Summ.)

Clark, R. J., E. D. Clark & S. A. Anderson (1966): Report on two small collections of reptiles from Iran. — Proc. Calif. Acad. Sci., San Francisco 35: 1—9.

Daryevski, I. S. (1960a): Seasonal changes of fat bodies and gonads in some lizards of the Arax river valley in Armenia. — Zool. Zh. 39 (8): 1209—1217 (Russ., Engl. Summ.)

Daryevski, I. S. (1960b): The population dynamic, migration and growth in *Phrynocephalus helioscopus persicus* in the Arax river valley (Armenia). — Bull. Mosk. Ob-va isp. prir. 65 (6): 31—38 (Russ., Engl. Summ.)

Dunayev, E. A. (1989): Taxonomic status and peculiarities of ecology and behavior of *Phrynocephalus melanurus* Eichwald 1831 (Reptilia: Agamidae). — Bull. Mosk. ob-va isp. prir. 94 (4): 41—52. 1989 (Russ., Engl. Summ.)

Hanelt, P. (1979): Vorkommen und Vergesellschaftung von *Nanophyton erinaceum* (Pall.) in der Mongolischen Volksrepublik. — Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. 10 (1): 19—40.

Hilbig, W. (1990): Pflanzengesellschaften der Mongolei. — Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) (8): 5—146.

Kartashov, N. N. (1955): Materialy po amfibiyam i reptiliyam yugosapadnoi Turkmenii. — Uch. zap. Mosk. Univ., biol., 171: 173—202 (Russ.)

Kusmin, S. L., L. Yu. Borkin & Kh. Munkhbayar u. a. (1988): Amphibians and Reptiles of Mongolian People's Republic. General Problems. Amphibians. — Nauka, Moscow (Russ.)

Peters, G. (1984): Die Krötenkopfagamen Zentralasiens (Agamidae: *Phrynocephalus*). — Mitt. Zool. Mus. Berl. 60 (1): 23—67.

Piechocki, R. (1968): Beiträge zur Avifauna der Mongolei I. — Mitt. Zool. Mus. Berl. 44 (2): 11—292.

Rogovin, K. A. (1989): Communicative behavior of *Phrynocephalus interscapularis*. — Zool. Zh. 68 (7): 97—109 (Russ., Engl. Summ.)

Rustamov, A. K. & S. Shammakov (1967): Ecology of *Phrynocephalus helioscopus helioscopus* in Turkmenia. — Zool. Zh. 46 (5): 741—748. (Russ., Engl. Summ.)

Schleich, H.-J. (1976): Über *Phrynocephalus helioscopus* aus Persien (Reptilia, Sauria, Agamidae). — Salamandra, Frankfurt a. M. 12 (4): 189—193.

Semenov, D. V. & L. Yu. Borkin (1985): Migrations and individual ranges in *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) in Transaltaian Gobi, Mongolia. — Zool. Zh. 64 (2): 252—263. (Russ., Engl. Summ.)

Semenov, D. V. & G. I. Shenbrot (1989): Taxonomic position of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) of Mongolia. — Zool. Zh. 68 (12): 79—87. (Russ., Engl. Summ.)

Shenbrot, G. I. (1987): Dynamics of *Phrynocephalus helioscopus* and *Phrynocephalus reticulatus* populations (Reptilia: Agamidae) in the South of Bukhara District. — Zool. Zh. 66 (5): 787—789. (Russ., Engl. Summ.)

Stubbe, M. & N. Dawaa (1983): Akklimatisation des Zentralasiatischen Bibers — *Castor fiber birulai*, Serebrennikov 1929 — in der Westmongolei. — Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) (2): 3—92.

Stubbe, M. & N. Chotolchu (1968): Zur Säugetierfauna der Mongolei. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 44: 5—121.

Terbish, Kh. (1986): Ernährungsbiologie der Buntkrötenkopfagame (*Phrynocephalus versicolor* Str.) in der Westmongolei. — in: Herpetologische Untersuchungen in der Mongolischen Volksrepublik. Akademie-Verlag, Moskau, S. 77—84 (Russ., Dt. Zus.)

Zamdodchikov, D. G. & T. G. Gilmanov (1990): Ecology of *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) in the Ubsunur Valley. — Zool. Zh. 69 (4): 148—150. (Russ., Engl. Summ.).

Dipl.-Biol. Frank Meyer, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Institut für Zoologie, Domplatz 4, O-4020 Halle/Saale. — Olaf Zinke, Museum der Westlausitz, Pulsnitzer Str. 16, O-8290 Kamenz.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 43 | H. 1 | S. 145—154 | Bonn, Mai 1992

Abolition of Alamirinae and ultimate rejection of Wasmann's theory of hermaphroditism in Termitoxeniinae (Diptera, Phoridae)

R. H. L. Disney & Meg S. Cumming

Abstract. Alarmirinae females are the initial flying stages of the stenogastric stages of Termitoxeniinae, prior to the shedding of the wing membranes. This flying stage is described for *Termitophilomyia braunsi* (Wasmann, 1900), along with the male — the latter having been caught in copula. The subfamily Alamirinae is abolished. The genus *Alamira* Schmitz is retained for *A. termitoxenizans* Schmitz, 1951 and *A. mellea* Borgmeier, 1963. *Alamira peckorum* (Disney & Peterson, 1983) probably belongs to *Termitostroma* Reichensperger, 1931. At least some of the Afrotropical species of *Perissa* Borgmeier, 1967 probably belong to *Syntermitoxenia* Schmitz, 1936, but *P. tinglei* Disney, 1990 clearly belongs to a different genus. *Perittophora* Disney, 1990 appears to be a valid genus. The Oriental *Perissa orientalis* (Disney & Peterson, 1983) and *P. georgei* Disney, 1989 probably belong to *Odontoxenia* Schmitz, 1915. The type species, *P. pakistanensis* Borgmeier, 1967, is only known in the male sex, and so cannot yet be assigned to its correct genus of Termitoxeniinae. The description of the male of *T. braunsi* brings the number of Termitoxeniinae species now known in the male sex to seven. Wasmann's theory of protandrous hermaphroditism in the Termitoxeniinae is finally rejected.

Key words. Diptera, Phoridae, Termitoxeniinae, hermaphroditism.

Introduction

Until Schmitz (1951) erected the subfamily Alamirinae, for his new species *Alamira termitoxenizans*, the peculiar Termitoxeniinae were treated as a family quite distinct from the Phoridae. Schmitz, however, proposed the Alamirinae as the link between the two families, to the extant that he rejected his formerly strongly defended opinion (e. g. Schmitz 1929) that the two families were quite distinct. Indeed Rohdendorf (1964, 1974), having overlooked Schmitz's 1951 paper, not only treated the Termitoxeniinae as a distinct family but he placed them in a separate Infraorder — the Termitoxeniomorpha.

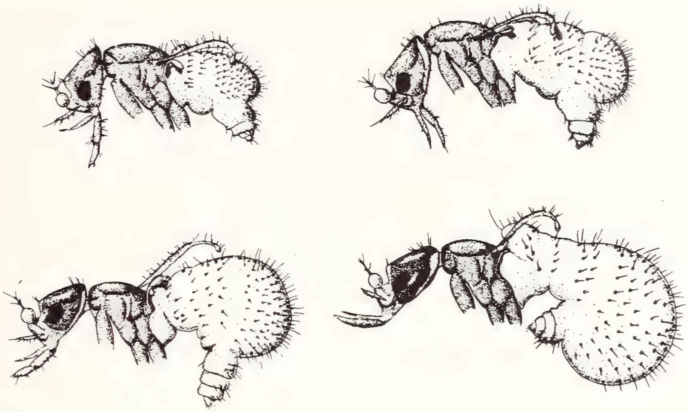
The Termitoxeniinae have been regarded as uniquely aberrant not so much for their morphological peculiarities as for a cluster of theories with regard to their development, as advanced by Wasmann (e. g. 1902, 1913). He originally proposed that these flies had dispensed with free-living larvae (his Ametabolism Theory), and suggested the stenogastric females (see below) hatched from the eggs. However, following the observations of Kemner (1922, 1926), who reported free-living (though short-lived) larvae emerging from the relatively enormous eggs after an incubation period in excess of three weeks, Wasmann eventually abandoned this theory. Unfortunately Rohdendorf (1964, 1974) ignored most of the West European literature on the Termitoxeniinae published after about 1920, and consequently misled Oldroyd (1964) and others.

Wasmann (1900) having initially treated the stenogastric forms as the males he modified this interpretation and proposed that the young, stenogastric adult undergoes a post-emergence development to the physogastric female. This development not only involves a differential expansion of the dorsal faces of some of the abdominal segments, with the result that the terminal segments are deflected forwards beneath the rest of the abdomen with the anus pointing anteriorly (Figs 1—2), but also changes in the musculature continue after emergence from the puparium (Wasmann 1902, Mergelsberg 1935). This development during the adult stage is an established fact, although much of the change in shape of the abdomen probably owes more to distension of the integument by the developing ovaries within than to any actual new growth of the integument itself.

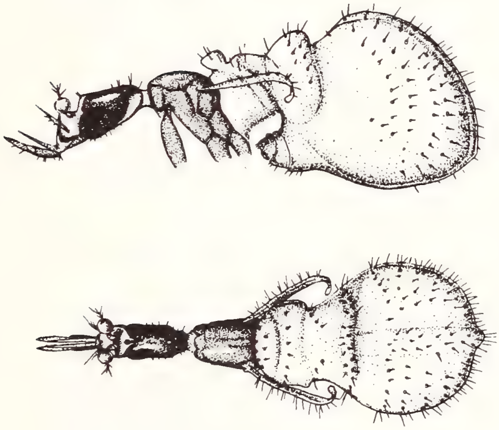
Wasmann's most startling proposal was his theory of protandrous hermaphroditism, with the stenogastric stage being a functional male and the physogastric stage being a functional female. The evidence for this proposal was largely the complete failure of a number of field workers to obtain any males. In addition serial sections of the stenogastric stage showed a sperm-filled receptacle, at the end of a duct, while the ovaries still harboured immature eggs. By contrast the physogastric stage showed a well developed ovary with developing eggs. The sperm-filled sac and its duct were interpreted as a single testis and vas deferens (e. g. Wasmann 1913, Assmuth 1913). Others (e. g. Bugnion 1913, Silvestri 1920) interpreted the structure as a spermatheca. Controversy has ensued ever since. The majority has tended to accept Wasmann's interpretation, following the detailed studies by Mergelsberg (1935) in particular. The latter, however, failed to find any evidence of spermatogenesis in the so-called testis, and so postulated that this was completed in the pupal stage. He did, however, show that the so-called vas deferens had a cuticular intima. It has subsequently been pointed out (Disney 1989) that such a feature is compatible with it being a spermathecal duct but not with it being a vas deferens.

Like the Termitoxeniinae, the Alamirinae have only been known in the female sex, despite the description of several more species. However, it was recently proposed (Disney 1989) that the genus *Perissa* Borgmeier, 1967, only known in the male sex, were the missing males. This hypothesis proved to be correct (Disney 1990), and is established beyond doubt by the pairs caught in copula reported below.

The distinction between the Alamirinae and Termitoxeniinae, apart from speculations about the biology of the latter, has been based on two morphological features. First the terminal abdominal segments of the Termitoxeniinae are deflected ventrally, and during the post-emergence development of the adult they come to lie beneath the rest of the abdomen, with the anus pointing forwards (Figs 1—2). Second the wings are represented by wing "rudiments", such that the flies are flightless. That these appendages are wings was clearly demonstrated by Kemner (1937). However, Wasmann (e. g. 1902) did not even treat them as wing rudiments, but called them "die Appendices thoracales". This misled others (e. g. Séguy 1950) into treating these as wing rudiments, as opposed to wing stumps remaining after the shedding of the wing membranes. By contrast the terminal abdominal segments of the female Alamirinae are directed backwards, like other Phoridae, and the wings are fully developed. These distinctions feature in keys to families published when the Ter-



1



2

Figs 1—2: *Termitophilomyia gracilis* (Reichensperger, 1931) female. 1, the development from the stenogastric to the physogastric stage; 2, mature physogastric stage in side and dorsal views. (from Mergelsberg 1935).

mitoxeniinae were still treated as a family (e. g. Brues et al. 1954). However, it is now known that female Alamirinae are prone to shedding their wing membranes, leaving stumps reminiscent of the wing "rudiments" of Termitoxeniinae (e. g. Disney & Peterson 1983). Indeed, critical examination of the wing rudiments of the latter indicate that they too look like wing stumps rather than rudiments. However, ever since Wasmann (1900) it has been assumed that the Termitoxeniinae are flightless throughout their lives. Furthermore, when Schmitz (1951) proposed the subfamily Alamirinae he seems to have overlooked Kemner's (1932) report that in very young stenogastric females of *Javanoxenia punctiventris* (Schmitz, 1915) the terminal abdominal segments project rearwards. This oversight was despite its brief citation by Mergelsberg (1935).

It should be recalled that the classic interpretations of the Termitoxeniinae (e. g. Wasmann 1902, Mergelsberg 1935) were based on the laboratory study in Europe of material that had been preserved in the tropics by others. As reported by Mergelsberg (1935) sperm was most abundant in the preserved specimens of early stenogastrics examined by him. Because he was operating within the conceptual framework provided by Wasmann's theory of protandrous hermaphroditism, he appears not to have considered the simpler theory that the stenogastrics might have mated with males prior to shedding their wing membranes on taking up residence in the termite host's mound. The material examined by Wasmann, Mergelsberg and others had all been obtained by the excavation of termite mounds. This paper, however, presents evidence from specimens obtained while they were being observed (by M. S. C.) entering a termite mound or else they were caught outside the mound altogether. This fresh material has provided new data that directly challenge the Wasmann scenario. This is discussed below.

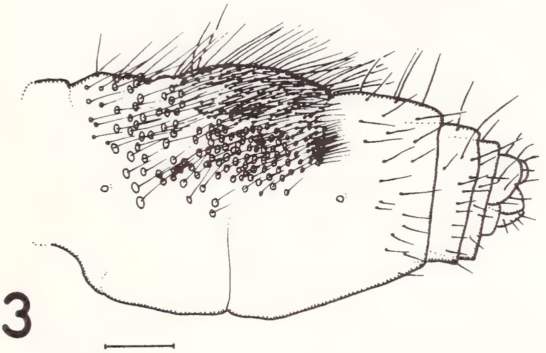
We are most grateful to Dr J. E. Ruelle (c/o Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren) for kindly identifying samples of termites. R. H. L. D. is currently funded by the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge) and the Harold Hyam Wingate Foundation (London).

Termitophilomyia braunsi (Wasmann, 1900)

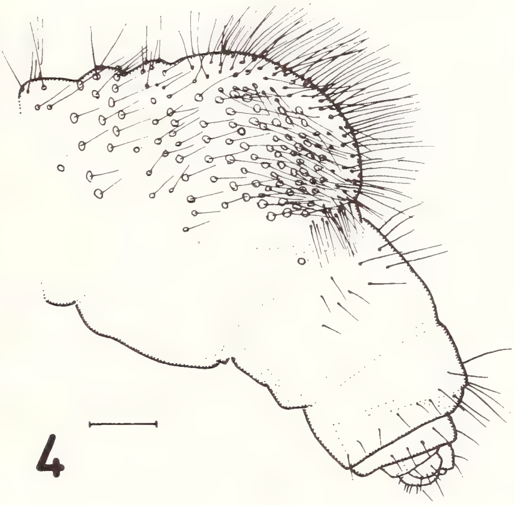
Termitoxenia braunsi Wasmann, 1900: 611. Holotype ♀, SOUTH AFRICA: Orange Free State (Natural History Museum, Maastricht) [not examined].

One of us (M. S. C.) has carried out extensive observations on this species arriving at the air vents of a mound of the termite *Odontotermes transvaalensis* (Sjostedt) in a garden in Harare, Zimbabwe. All these arrivals were in copula. They landed on the outer wall of the mound, up to 15 cm below the rim of an air vent. The males disengaged as the females immediately started ascending towards the vent. These females then entered the latter and, just below its rim, they shed their wing membranes. Detailed observations of the subsequent entry of the flies into the nest below, past the defending screen of termites, are being published elsewhere (Cumming in preparation). The arrival at the mound of the mating pairs took place in the morning only, between 0500 h and 1000h with the peak numbers typically between 0630 h and 0930 h.

The females caught outside the termite mound were all early stenogastrics, with the anus directed rearwards (Fig. 3) and with the wing membranes still present (Fig. 5). Several males and a few females were also caught in water traps set near the mounds. These females tended to become distended by the uptake of water, leading to the deflection of the terminal abdominal segments (Fig. 4). We thus have specimens of the same species whose abdomens may be in the Alamirine or the Ter-



3

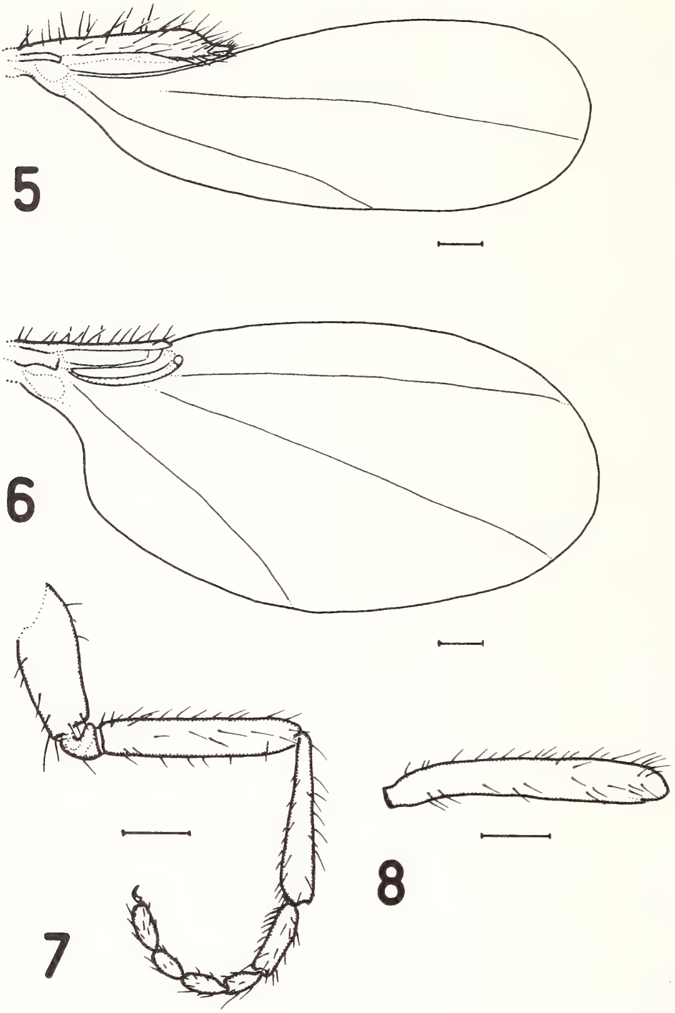


4

Figs 3—4: *Termitophilomyia braunsi* female, left faces of abdomen of fully-winged stenogastric stage. 3, a specimen caught at entrance to termite mound; 4, a specimen caught in a water trap, and distended by the uptake of water. (Scale bars — 0.1 mm).

mitoxeniine condition, and likewise the wings may be complete or represented by stumps only. The Alamirine-condition females will run to *Alamira peckorum* (Disney & Peterson, 1983) in the key to "Alamirinae" (Disney 1990). They differ in the relatively smaller apical portion of the costa, the presence of 1—3 bristles on the hypopleuron and the longer proboscis with more pointed labella. The male is described below for the first time.

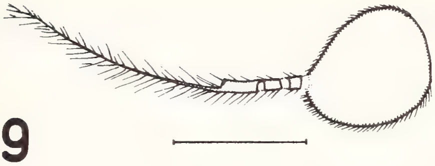
Male (Figs 6—8, 9, 11). Frons from pale brown to brown, being darker around ocelli, and with scattered hairs. Only those on vertex are distinctly differentiated.



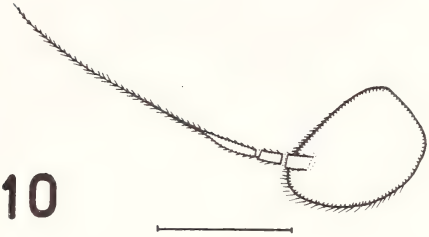
Figs 5—8: *Termitophilomyia braunsi.* 5, right wing of stenogastric female; 6, right wing of male; 7, posterior face of male front leg; 8, anterior face of male hind femur. (Scale bars = 0.1 mm).

One or two fine bristles on each cheek and a single one on each jowl. The fusiform palps pale brown with fine bristles. Antennae brown and as Fig. 9. Proboscis relatively small, with pale labrum and paler labella which are rounded apically.

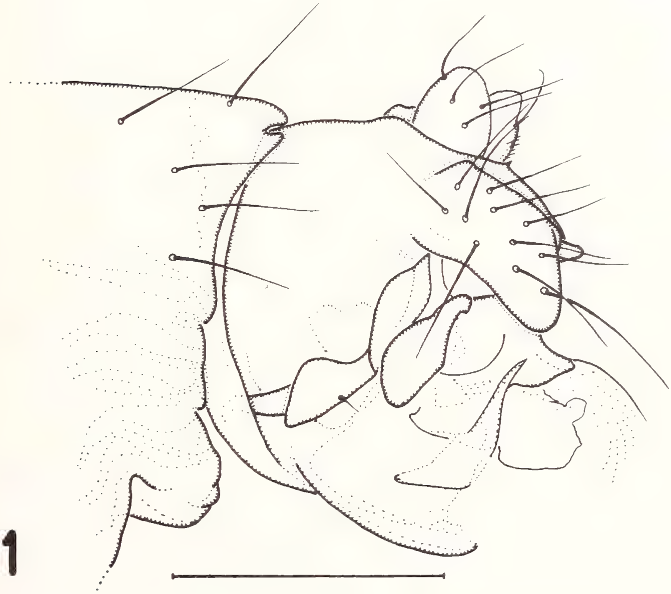
Thorax greyish brown, the scutellum and postnotum being darker. Scutum with irregular rows of fine dorso-central bristles and an irregular patch of notopleural plus pre-alar bristles. Scutellum with a posterior pair of fine bristles and an anterior pair of short hairs.



9



10



11

Figs 9—10: Males. 9, left antenna of *Termitophilomyia braunsi*; 10, left antenna of *"Perissa" tinglei*; 11, *T. braunsi* left face of hypopygium. (Scale bars = 0.1 mm).

Abdominal tergites brownish grey with hairs mainly restricted to posterior margins. Venter brownish grey and bare. Hypopygium as Fig. 11, and mainly greyish brown.

Legs brownish grey with darker mid coxae. Femora and tibiae slender. Hind femur as Fig. 8. Front leg as Fig. 7.

Wing as Fig. 6, with brownish grey veins and grey tinged membrane. Haltere mainly grey.

In the key to "Alamirinae" (Disney 1990) *T. braunsi* males run to couplet 15, *Perissa tinglei* Disney, 1990. However the latter has a shorter-haired arista with relatively long basal segments (Fig. 10) and a different hypopygium (Fig. 33 in Disney 1990).

Natural History: The specimens caught entering the mound of the termite *Odontotermes transvaalensis* confirm the association of this fly with this termite species (Wasmann 1900, Borgmeier 1964, Beyer 1965). It has also been reported with *O. latericius* (Haviland) in South Africa (Kistner 1982), and we report some with this species in Harare.

Material examined (by R. H. L. D.): numerous males and females, including three pairs caught in copula, ZIMBABWE, Harare, 19 Walmer Drive, Highlands, 17° 15' S, 31° 02' E, 26. VII. 1991, IX. 1991 (M. S. Cumming).

Discussion

It is clear that the female stenogastrics of *Termitophilomyia braunsi* caught outside the termite mound in Harare would be classified as Alamirinae in the existing literature. It is equally clear that these are merely the early, flying-stage, stenogastrics of a known Termitoxeniine species. It was recently concluded (Disney 1990) that the parallels between the Alamirinae and Termitoxeniinae "are so remarkable that they suggest the hypothesis that the Alamirinae is paraphyletic, by virtue of the exclusion of the Termitoxeniinae". We can now go further and abolish the Alamirinae altogether. The females are merely early-stage stenogastric Termitoxeniinae, prior to the shedding of the wing membranes and the deflection of the terminal abdominal segments. The males are the hitherto missing males of the Termitoxeniinae, which are evidently not resident in the termite host mounds, in contrast to the flightless-stenogastric stage and physogastric stage females. With the description of the male of *T. braunsi* above, the males of seven species are now known (Disney 1990). Wasmann's theory of protandrous hermaphroditism in the Termitoxeniinae is therefore finally rejected.

When the known "Alamirinae" species are treated as Termitoxeniinae, and are run through an annotated and modified (unpublished) version of Borgmeier's (1964) key to genera of Termitoxeniinae, then the following provisional conclusions are reached.

The genus *Alamira* is retained for *A. termitoxenizans* and *A. mellea* Borgmeier, 1963. *Alamira peckorum* probably belongs to *Termistroma* Reichensperger, 1931. At least some of the Afrotropical species of *Perissa* Borgmeier, 1967 probably belong to *Syntermitoxenia* Schmitz, 1936. However *P. tinglei*, especially in having palps which are not fusiform but which have bristles, is incompatible with any known Termitoxeniine genus. *Perittophora couturieri* Disney, 1990 also appears to be incompatible with any known Termitoxeniine genus. The Oriental *Perissa orientalis* (Disney & Peterson, 1983) and *P. georgei* Disney, 1989 probably belong to *Odontoxenia* Schmitz, 1915. The type species, *P. pakistanensis* Borgmeier, 1967, is only known in the male sex, and so cannot be assigned to its correct genus of Termitoxeniinae until its female is known. It is clear, however, that a complete revision of the Termitoxeniinae is now called for. One of us (R. H. L. D.) hopes to embark on this in the near future.

Our conclusion, that the "Alamirinae" represent the flying-stage stenogastric females plus the hitherto missing males of the Termitoxeniinae, is derived from the observation of flies outside the host-termite's mound. It, perhaps, needs to be asked why they have been missed by previous workers interested in Termitoxeniinae.

It seems that Wasmann established a conceptual framework that militated against seeking the missing males outside the termite mounds. From the beginning he assumed the females were flightless at the time of their emergence, having implicitly interpreted the wing stumps as wing rudiments, and that they were exclusively resident in the termite mounds. The misinterpretation of the spermatheca as a testis seemed to be vindicated by Mergelsberg's (1935) report that young stenogastrics fixed (by Franssen) a few hours after emergence already had sperm in their so-called testes. Because of the assumption that Termitoxeniinae were always flightless, it seems possible that Franssen overlooked (or ignored) any flying stenogastrics and males of these tiny flies in his rearing containers. Furthermore if, as with *T. braunsi*, mating normally takes place early in the morning Franssen would have been more likely to have fixed the females after they had mated and shed their wing membranes. The few hours between emergence and fixation of the specimens were probably the critical few hours as far as the flying-stage stenogastric female and mating is concerned.

While Wasmann undoubtedly stimulated much research on Termitoxeniinae, a group he was the first to describe, his conceptual scheme also served to impede certain lines of investigation and so favour erroneous interpretations.

Zusammenfassung

Die Weibchen der Alamirinae sind Termitoxeniinae im flugfähigen frühen stenogastren Stadium, ehe sie beim Eindringen in den Termitenbau den Membranteil ihrer Flügel abwerfen. Dieses geflügelte Stadium wird für *Termitophilomyia braunsi* (Wasmann, 1900) beschrieben, ebenso das Männchen, das auf Grund von Kopulafängen der gleichen Art zugeordnet werden kann.

Die Subfamilie Alamirinae wird als Synonym der Termitoxeniinae eingezogen. *Alamira* Schmitz, 1951 wird als selbständige Gattung beibehalten und auf die Arten *A. termitoxenizans* Schmitz, 1951 und *A. mellea* Borgmeier, 1963 beschränkt. *A. peckorum* (Disney & Peterson, 1983) gehört wahrscheinlich zu *Termitostroma* Reichensperger, 1931. Wenigstens ein Teil der afrotropischen Arten von *Perissa* Borgmeier, 1967 gehört wahrscheinlich zu *Syntermitoxenia* Schmitz, 1936, aber *P. tinglei* Disney, 1990 gehört offenkundig einer anderen Gattung an. *Perittophora* Disney, 1900 scheint eine eigenständige Gattung zu sein. Die orientalischen Arten *Perissa orientalis* (Disney & Peterson, 1983) und *P. georgei* Disney, 1989 sind wahrscheinlich zu *Odontoxenia* Schmitz, 1915 zu stellen. Die Typusart, *P. pakistanensis* Borgmeier, 1967, ist nur im männlichen Geschlecht bekannt und kann deshalb noch keiner bestimmten Gattung der Termitoxeniinae zugeordnet werden.

Mit *Termitophilomyia braunsi* sind jetzt sieben Arten der Termitoxeniinae im männlichen Geschlecht bekannt. Die Theorie Wasmanns, die Termitoxeniinae seien protandrische Zwitter, wird endgültig verworfen.

References

Assmuth, J. (1913): *Termitoxenia assmuthi* Wasm.; Anatomisch-histologische Untersuchung. — Nova Acta Acad. Caesar. Leop. 98 (2): 191—316.

Beyer, E. M. (1965): Über neue und wenig bekannte termitophile Phoriden (Diptera) aus Südafrika. — J. ent. Soc. S. Africa 27: 181—187.

Borgmeier, T. (1963): New or little known *Coniceromyia* and some other Neotropical and Paleotropical Phoridae (Dipt.). — Studia ent. 6: 449—480.

Borgmeier, T. (1964): A generic revision of the Termitoxeniinae, with the description of a new species from Burma (Diptera, Phoridae). — Studia ent. 7: 73—95.

Borgmeier, T. (1967): Studies on Indo-Australian phorid flies, based mainly on material of the Museum of Comparative Zoology and the United States National Museum (Diptera, Phoridae). — Studia ent. 9: 129—328.

Brues, C. T., A. L. Melander & F. M. Carpenter (1954): Classification of Insects. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 108: 1—917.

Bugnion, E. (1913): *Termitoxenia*, étude anatomo-histologique. — Annls Soc. ent. Belg. 57: 23—44.

Disney, R. H. L. (1989): The "missing" males of the Alamirinae/Termitoxeniinae complex and the supposed hermaphroditism in Termitoxeniinae (Diptera: Phoridae). — Sociobiology 16: 109—120.

Disney, R. H. L. (1990): Revision of the Alamirinae (Diptera: Phoridae). — Syst. Ent. 15: 305—320.

Disney, R. H. L. & B. V. Peterson (1983): Two new species of Alamirinae (Diptera: Phoridae). — Ent. scand. 14: 435—438.

Kemner, N. A. (1922): Die Larve der Termitoxenien entdeckt! Vorläufiger Bericht. — Ent. Tidskr. 43: 58—61.

Kemner, N. A. (1926): Über die Zucht der Larvae einer echten *Termitoxenia*. — Internatn. Congr. Ent. III. 1925: 389—404.

Kemner, N. A. (1932): Zur Kenntnis der javanischen Termitoxenien, mit Bemerkungen über ihre Morphologie und Biologie. — Ent. Tidskr. 53: 17—29.

Kemner, N. A. (1937): Die Flügel der Termitoxenien. — Opusc. ent. 2: 1—19.

Kistner, D. H. (1982): The social insects' bestiary. In Herman, H. R. (Ed.), Social Insects, Volume III. — Academic Press, New York. 1: 1—244.

Mergelsberg, O. (1935): Über die postimaginale Entwicklung (Physogastrie) und den Hermaphroditismus bei afrikanischen Termitoxenien (Dipt.). — Zool. Jahrb. (Anat.) 60: 345—398.

Oldroyd, H. (1964): The Natural History of Flies. — Weidenfeld & Nicolson, London, 324 pp.

Reichensperger, A. (1931): Beitrag zur Kenntnis der Termitoxeniidae (Dipt.). — Zool. Anz. 93: 289—306.

Rohdendorf, B. (1974): The Historical Development of Diptera. — University of Alberta Press, Canada, 360 pp. (Originally published in Russian in Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk USSR, Moscow, Vol. 100, 1964).

Schmitz, H. (1915): Neue Gattungen und Arten termitophiler Phoriden und Termitoxeniiden. — Soc. Ent. 30: 35—36.

Schmitz, H. (1929): Revision der Phoriden. — Dümmler, Berlin & Bonn, 212 pp.

Schmitz, H. (1936): Nieuw overzicht van het systeem der Termitoxeniidae. — Natuurh. Maandbl. 25: 38—40.

Schmitz, H. (1951): Myrmekophile und termitophile Phoriden (Diptera), von S. Patrizi und F. Meneghetti in Africa gesammelt. — Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 18: 128—166.

Séguy, E. (1950): La Biologie des Diptères. — Encyclopédie Entomologique série A, volume 26, Paul Lechevalier, Paris, 609 pp.

Silvestri, F. (1920): Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale. — Boll. Lab. Zool., Portici 14: 265—319.

Wasmann, E. (1900): *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. — Z. wiss. Zool. 67: 599—617.

Wasmann, E. (1902): Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* Wasm. — Internatn. Congr. Zool. V. 1901: 852—872.

Wasmann, E. (1913): Revision der Termitoxeniinae von Ostindien und Ceylon. — Annls Soc. ent. Belg. 57: 16—22.

Dr R. H. L. Disney, Field Studies Council Research Fellow, University Department of Zoology, Downing Street, Cambridge, England. — Meg S. Cumming, 19 Walmer Drive, Highlands, Harare, Zimbabwe.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 155—178	Bonn, Mai 1992

Pycnogonida from Malaysian coral reefs, including descriptions of three new species

Hans-Georg Müller

Abstract. 15 species of Pycnogonida in 5 families are recorded from coral reefs in the Tioman Archipelago, Malaysia. Distributional data for most species are given and supplementary descriptions are provided for *Eurycyde setosa* Child, 1988, *Tanystylum bredini* Child, 1970 and *Anoplodactylus glandulifer* Stock, 1954. *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968 is redescribed, based on material from Kenya. Three new species, *Cheilopallene coralliophila*, *Anoplodactylus pseudotarsalis*, and *Pycnogonum asiaticum* are described.

Key words. Pycnogonida, Malaysia, records, new species.

Introduction

The present material collected in the Tioman Archipelago, Malaysia, is the best evidence of the previously poor knowledge of the coral reef inhabiting pycnogonids in the Asian region. The author carried out his field work over a period of three weeks in April 1991 on the islands Pulau Babi Besar and Pulau Tioman. Samples of dead coral substratum (mainly *Acropora* sp. and *Pocillopora damicornis*) have been taken on two fringing reefs at the north-west coast of these islands. 15 species pertaining to 5 families could be collected, including 3 species new to science. Three more species were known until now only from their type localities in the Philippines or Australia.

Most of the material is deposited in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany (ZFMK). Some specimens were donated to the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, France (MNHN), or retained for the author's private collection.

Systematic Account

Ammotheidae

Achelia Hodge, 1864

Achelia assimilis (Haswell, 1885)

Achelia (*Ignaphogriphus*) *assimilis*: Fry & Hedgpeth 1969: 106, figs 152, 153, 156, tab. 13, 14 [literature]. *Achelia assimilis*: Stock 1973a: 106. Stock 1973b: 92. Child 1975: 24. Child 1988a: 2. Müller 1989: 124, figs 1—10. Child 1990: 312—313. Child 1991: 138. Gonzáles & Edding 1990: 151—156, figs 1—2. Child 1991: 138.

Material: 3 ♀, 1 juv. (ZFMK), fringing reef at Pulau Tioman; dead coral substratum, 1—3 m, 12—17 April 1991.

This variable species has a wide distribution in tropical and temperate waters of the south-west Pacific, with some scattered locations known from Indonesia, French Polynesia, Chile and now from Malaysia.

Ammothella Verrill, 1900

Ammothella indica Stock, 1954

Nakamura & Child 1991: 7 [literature].

Material: 1 ♂, 1 ♀ (Coll. Müller), fringing reef at Pulau Babi Besar; reef flat, under coral rocks covered with coralline algae, intertidal-1 m, 1 April 1991. 3 ♂, 1 juv. (ZFMK), fringing reef at Pulau Tioman; dead coral substratum, 1—3 m, 12—17 April 1991.

The Malaysian specimens do well agree with the original description based on material from the East Indies (Sunda Straits and Singapore) (Stock 1954: 113—119, figs 54, 55, 56c, 57a—c).

A. indica is common in the tropical and temperate Indo-Pacific. It is known from Madagascar and South Africa in the West to French Polynesia (Society Islands) in the East.

Eurycyde Schiödte, 1857

Eurycyde setosa Child, 1988 Figs 1—5

Child 1988a: 8—10, fig. 3. Child 1990: 316—317.

Material: 1 ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Babi Besar; reef flat, under coral rocks covered with coralline algae, intertidal-1 m, 1 April 1991.

The only specimen available from Malaysia has almost all spines of the ocular tubercle and abdomen broken off. The species is characterised by the slender distal processes on the first coxae of segments 1—3, with the anterior process always shorter than the posterior one, and through the long and slender, posteriorly directed spine on coxae 2 and 3 of all legs. The lateral process tubercles of segments 1—3 are small and cone-shaped, while the fourth lateral processes bear only small, poorly defined dorsal tubercles.

The Malaysian record greatly extends the known range of *E. setosa* westward. Up to now it has been found in the Philippines (Batan Island, Child 1988a) and on the Australian barrier reef (Child 1991).

Tanystylum Miers, 1879

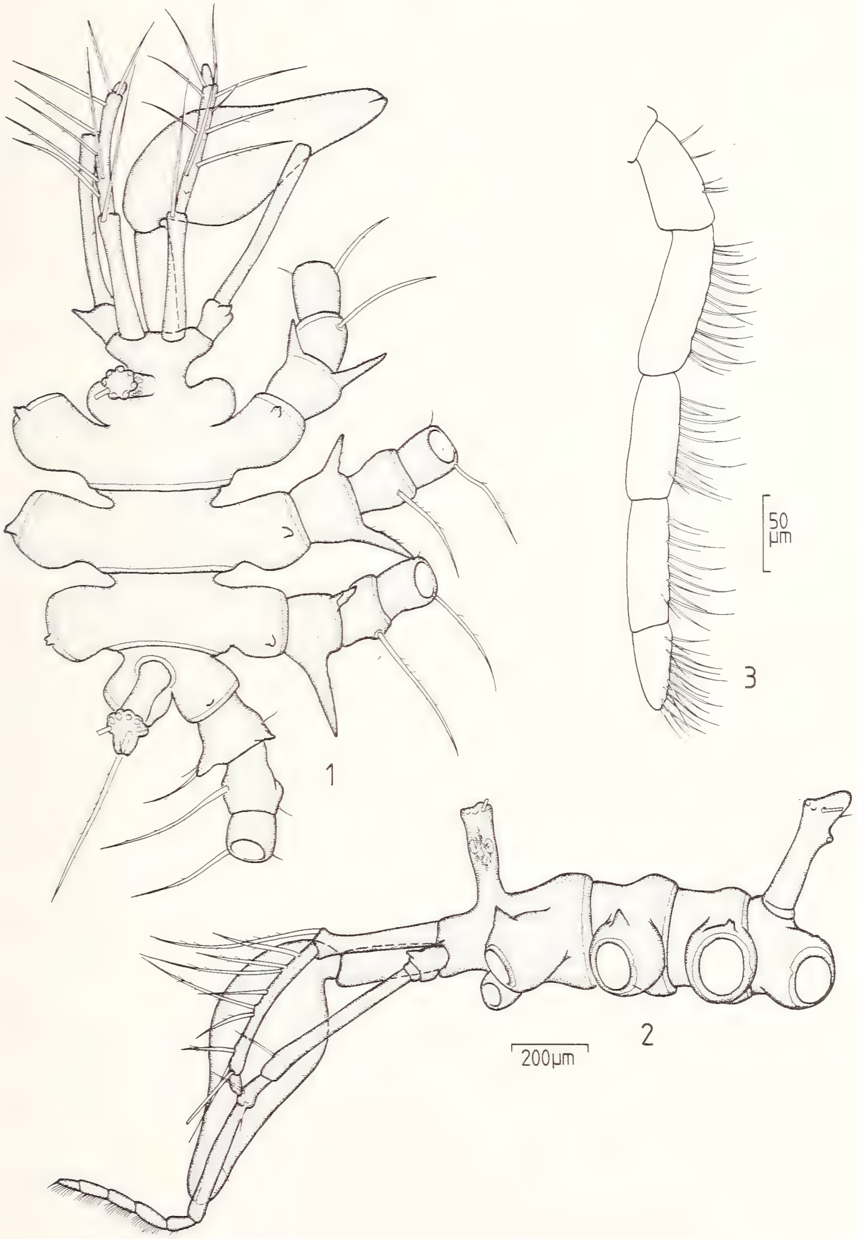
Tanystylum bredini Child, 1970 Figs 6—11

Child 1970: 296—299, fig. 3. Child 1977: 441. Child 1988b: 52. Müller 1989: 125, figs 11—21. Müller 1990a: 67, figs 7—15.

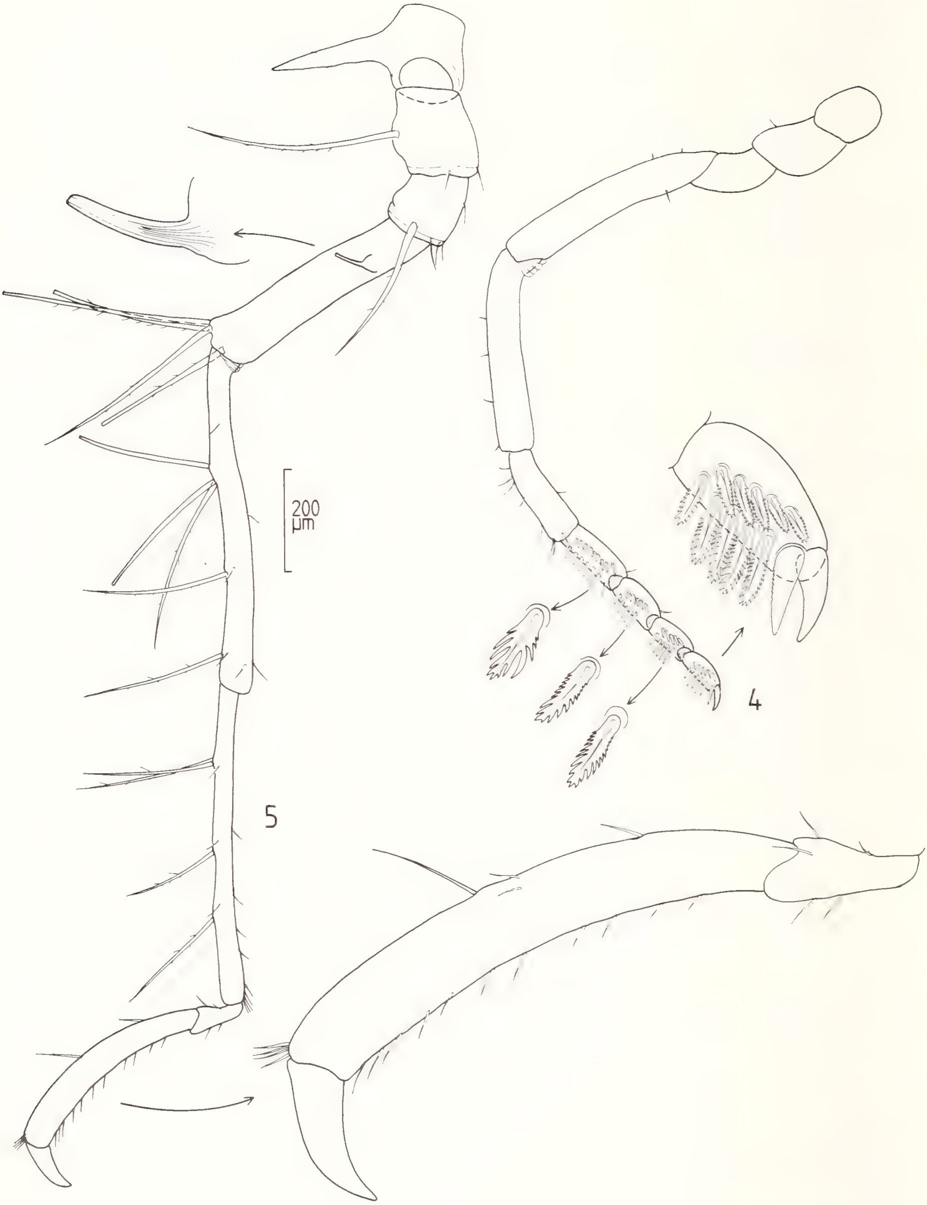
Material: 1 ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Babi Besar; outer reef flat, reef margin and upper coral slope, dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*), 1—2 m, 2—9 April 1991.

Only one ♂ has been found in Malaysia which differs slightly in some respects from the material known from other areas. Compared with the Polynesian ♂ figured by Child (1970) and the ♂ from Sri Lanka recorded by Müller (1990a) the distal palp article of the Malaysian specimen is distinctly longer, while the accessory claws of the walking legs are shorter. The size of the lateral process tubercles and coxal tubercles falls within the variability shown by Müller (1989, 1990a).

T. bredini was known from scattered localities in the tropical Indo-Pacific. It was found in French Polynesia (Child 1970, 1977; Müller 1989), the Seychelles (Child



Figs 1—3: *Eurycyde setosa* Child, 1988, ♂: 1) dorsal view; 2) lateral view; 3) 5 distal palp articles.



Figs 4—5: *Eurycyde setosa* Child, 1988, ♂: 4) oviger; 5) 3rd leg.

1988b), also in Kenya and Sri Lanka (Müller 1990a). The present record therefore partially fills the large distributional gap between Sri Lanka and Polynesia.

Callipallenidae

Callipallene Flynn, 1929

Callipallene dubiosa Hedgpeth, 1949

Nakamura & Child 1991: 38 [literature],

Material: 1 ♂ (ov.), 1 ♀ (ZFMK), fringing reef at Pulau Babi Besar; outer reef flat, reef margin and upper coral slope, dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*), 1—2 m, 2—9 April 1991.

The Malaysian material agrees well with the description given by Stock (1954: 41—43, fig. 17).

C. dubiosa is known from shallow waters of the Indo-West Pacific. It has been recorded from East Africa (Kenya, Zanzibar) to Japan and Korea.

Cheilopallene Stock, 1955

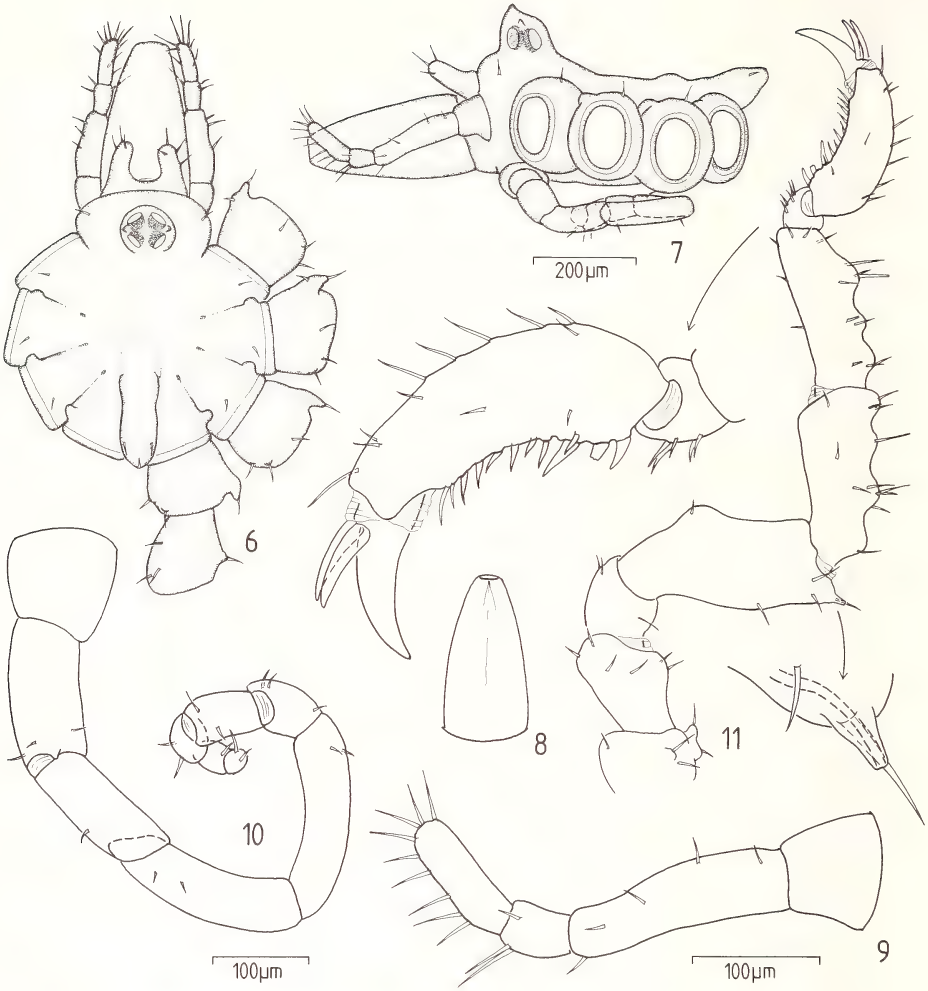
Species of *Cheilopallene* are characterised by the projecting lips of the proboscis and the robust immovable finger of the chelifores with a tuberculate cutting edge. Six species of this genus have been described up to now, of which 3 are known only from the type locality. They may be determined by the following key.

1. Cephalon with paired tubercles over base of chelifore scapes 2
— Cephalon lacking such tubercles 3
2. Tubercles on cephalon longer than wide; first coxae of all walking legs also with dorsodistal pair of slender tubercles .... *C. coralliophila* n. sp. (Malaysia)
— Tubercles on cephalon small, no longer than wide; tubercles on first coxae of all walking legs lacking .... *C. brevichela* Clark, 1961 (Maldives)
3. Distal half of proboscis slender and tube-shaped 4
— Distal half of proboscis more robust, not tube-shaped 5
4. Distal part of proboscis densely setulose, propodus almost straight .... *C. hirta* Child, 1988 (Japan, Seychelles)
— Distal part of proboscis not setulose, propodus well curved...................... .... *C. trappa* Clark, 1971 (New Zealand)
5. Proximal half of neck slender, less than half width of inflated distal part .... *C. gigantea* Child, 1987 (Antarctic)
— Proximal part of neck much more robust, at least ⅔ width of inflated distal part . . 6
6. Outer proximal margin of chelifore scape with conspicuous rounded tubercle .... *C. nodulosa* Hong & Kim, 1987 (Japan, Korea and Australian barrier reef)
— Chelifore scape without trace of tubercles .... *C. clavigera* Stock, 1955 (Virgin Islands, Caribbean)

Cheilopallene coralliophila n. sp. Figs 12—17

Holotype: ov. ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Tioman; dead coral substratum, 1—3 m, 12—17 April 1991.

Diagnosis: Tiny species of *Cheilopallene* with moderately robust habitus; cephalon with paired slender tubercles over base of chelifore scapes, combined with paired dorsodistal tubercles on coxa 1 of each walking leg.

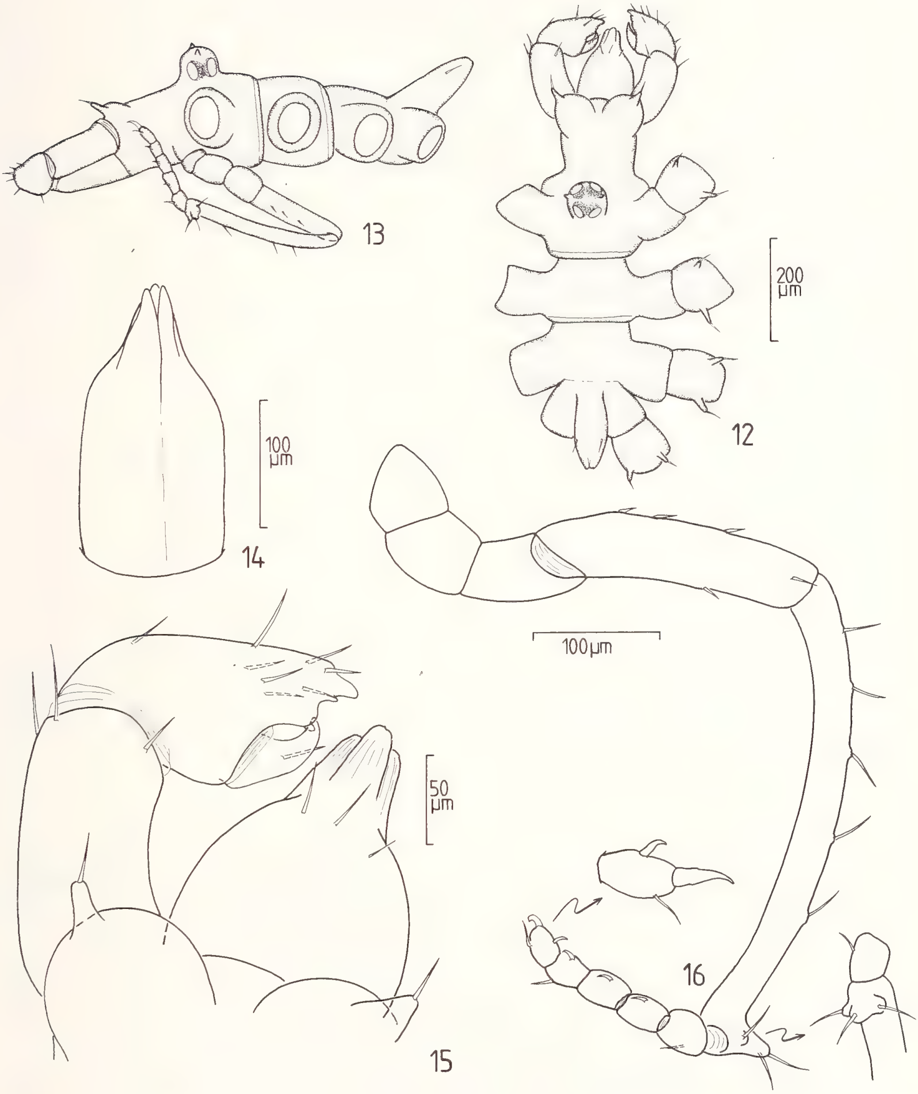


Figs 6—11: *Tanystylum bredini* Child, 1970, ♂: 6) dorsal view; 7) lateral view; 8) proboscis, ventral view; 9) palp; 10) oviger; 11) 3rd leg.

Description (♂ holotype): Trunk oval in outline, suture line between segments 3 and 4 indistinct. Lateral processes as long as wide, smooth, separated by ⅓—½ their diameters. Ocular tubercle rounded, as wide as long. Anterior part of cephalon laterally expanded, with paired slender tubercles tipped with a short seta over base of chelifore scape.

Eyes relatively large, oval and well pigmented.

Proboscis cylindrical in two proximal thirds, bearing 3 setae dorsodistally; distal third tapering and armed with 3 projecting lips as in other members of the genus.



Figs 12—16: *Cheilopallene coralliophila* n. sp., ov. ♂ holotype (eggs omitted): 12) dorsal view; 13) lateral view; 14) proboscis, ventral view; 15) anterodorsal part of body with left cheliphore; 16) oviger.

Abdomen posteriorly directed, somewhat narrowing distally, with narrowly rounded apex; abdomen slightly extending beyond proximal half of first coxae of 4th walking legs.

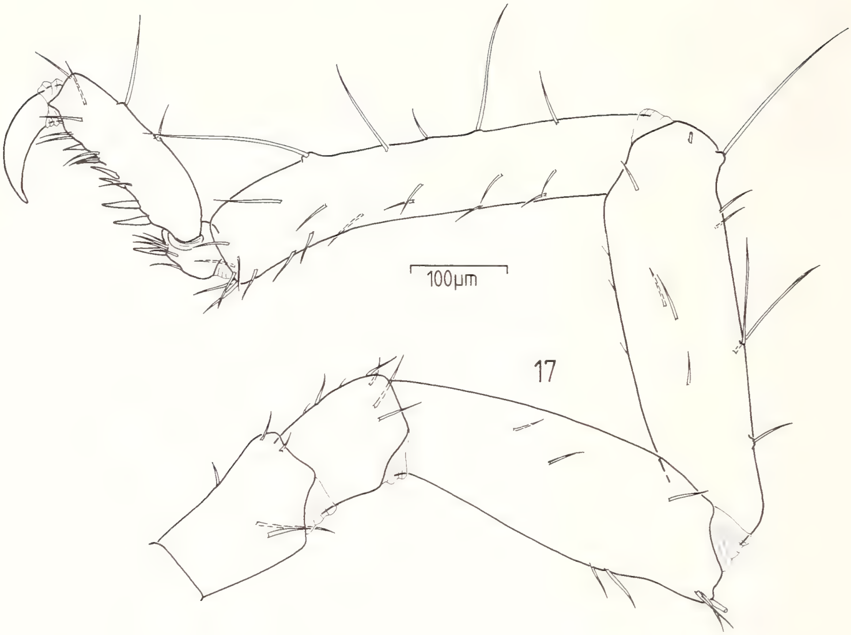


Fig. 17: *Cheilopallene coralliophila* n. sp., ♂ holotype: 3rd leg.

Chelifores robust, with scape somewhat shorter than proboscis; chela robust, fingers shorter than palm; movable finger strongly curved, its tip lying in a small pit formed by small projections of the cutting edge of the more robust immovable finger; movable finger with a single seta and immovable finger with 7 setae.

Oviger slender, strongly curved and 10-articulated; three proximal articles short and subequal in length; articles 4—5 elongate, 5th almost twice length if 4th, with conspicuous distal setose projection, armed with a further small seta-bearing tubercle; five distal articles small and subequal in length; articles 6—10 bearing a short lateral spine and terminal article with a further strong spine apically; the few eggs attached to the oviger measure about 5 times the diameter of the 5th oviger article.

Legs robust, with several slender, scattered setae; coxa 1 and 3 subequal in length; 1st coxa bearing pair of slender dorsodistal tubercles tipped with a short seta; coxae 1 and 3 about ⅔ length of coxa; femur without remarkable features, shorter than tibiae, a probably long dorsodistal seta broken off at base; tibia 1 about ⅘ length of tibia 2, both bearing a long dorsodistal seta on a small tubercle; tarsus small, as wide as long, with 5 ventral setae and a short robust spine; propodus straight, 3.5 times longer than wide; sole straight, with 2 strong spines in proximal third and 4 more slender spines distally; claw robust and well curved, half length of propodus.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin of first trunk segment to tip of abdomen	0.73
Width if trunk (across first lateral processes)	0.37
Length of proboscis	0.23
Length of abdomen	0.19
Third leg:	
Coxa 1	0.12
Coca 2	0.17
Coxa 3	0.12
Femur	0.36
Tibia 1	0.40
Tibia 2	0.44
Tarsus	0.07
Propodus	0.21
Claw	0.11

♀: Unknown.

Etymology: The specific name refers to the habitat of the new species, coral substratum.

Distribution: Tioman Archipelago, Malaysia.

Remarks: The holotype has almost all walking legs broken off, except for the third right leg.

C. coralliophila n. sp. is most closely allied to *Cheilopallene brevichela* Clark, 1961 from the Maldive Islands. Both have a moderately robust habitus and a pair of tubercles on the cephalon over the bases of the chelifore scapes. The new species is best distinguished from *brevichela* through the longer pair of tubercles on the cephalon, the presence of a pair of slender tubercles (absent in *brevichela*) on the first coxae of the walking legs and by the simple spines on the 4 distal oviger articles (leaf-like compound spines in *brevichela*) (cf. Clark 1961: 293—295, fig. 8).

Nymphonidae

Nymphon Fabricius, 1794

Nymphon draconis Child, 1990

Child 1990: 324—327, fig. 5.

Material: 1 ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Tioman; dead coral substratum, 1—3m, 12—17 April 1991.

This species is characterised by the slender cement gland tubes along the ventral margin of the femur.

N. draconis was known only from the Australian barrier reef. The present record therefore greatly extends its known range westward.

Phoxichilidiidae

Anoplodactylus Wilson, 1878

Anoplodactylus brevirostris Child, 1988

Child 1988a: 14—16, fig. 6.

Material: 1 ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Tioman; dead coral substratum, 1—3 m, 12—17 April 1991.

Up to now this tiny and robust species was known only from the type locality, Batan Island in the Philippines.

Anoplodactylus chamorrus Child, 1983

Child 1983: 705—707, fig. 3. Child 1988a: 16. Child 1990: 330—331. Child 1991: 143.

Material: 3 ♂, 3 ♀, 3 juv., deposited as follows. — 2 ♂, 2 ♀, 3 juv. (ZFMK), 1 ♂, 1 ♀ (Coll. Müller); fringing reef at Pulau Babi Besar; reef flat, under dead coral rocks covered with coralline algae, intertidal-1 m, 1 April 1991.

Since its description from Guam the species was collected several times. Child (1988a) recorded it from some places in the Philippines. Later the same author (1990) found it on the Australian barrier reef and again in Guam (1991).

A. chamorrus inhabits dead coral substratum and algal vegetation within a bathymetrical distribution from the intertidal to 12 m.

Anoplodactylus digitatus (Böhm, 1879) Figs 18—26

Anoplodactylus digitatus: Stock 1965: 28 [literature]. Arnaud 1973: 958. Arnaud 1987: 45.
Anoplodactylus cf. *digitatus*: Arnaud 1974: 174.

Material: 2 ♂ (ov.), 4 ♀, 5 juv., deposited as follows. — 1 ov. ♂, 3 ♀, 5 juv. (ZFMK), 1 ov. ♂, 1 ♀ (Coll. Müller), fringing reef at Pulau Babi Besar; dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*) on outer reef flat, reef margin and upper coral slope, 1—2 m, 2—9 April 1991.

Description (♂): Outline of trunk elongate-oval, suture line lacking between third and fourth segment. Lateral processes smooth, separated by about 9/10 their diameter, each bearing 3 short dorsodistal setae. Ocular tubercle cone-shaped, as long as wide, with few short lateral setae near base.

Eyes large, oval and well pigmented.

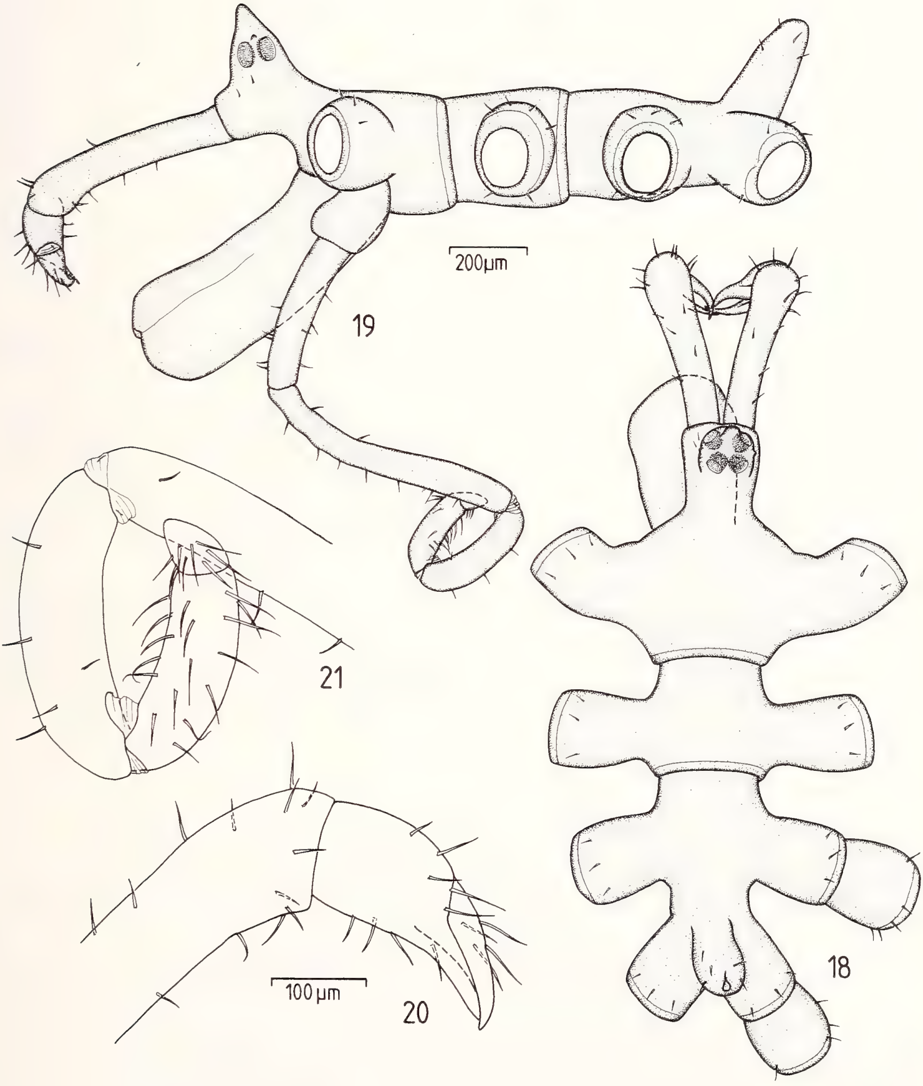
Proboscis elongate-cylindrical and smooth, 2.7 times longer than wide.

Abdomen almost erect, relatively short with rounded apex and some short distal setae, not extending beyond proximal half of fourth lateral processes.

Chelifores slender with long scapus, slightly reaching beyond distal margin of proboscis. Chela slender; palm ovoid and moderately setose, slightly longer than weakly curved and non-denticulate fingers.

6-articulated oviger slender, typical for genus; proximal article much wider than others, half length of second; third article longest, 1.7 times length of second; articles 3—6 decreasing in length distally; 5th article moderately setose, 3/4 length of weakly setose 4th article; small terminal article cone-shaped, with several short setae in proximal half.

Legs long and slender, armed with several short setae; second coxa of legs 3—4 with long ventrodistal genital process; coxae 1 and 3 subequal in length; femoral cement gland tube slender and straight, anteriorly directed, near dorsal midpoint of article; femur the longest article, with short, rounded dorsodistal tubercle tipped with slender spine; tibiae subequal in length, more densely setose than femur; tibia 1 with 1, tibia 2 with 3 slender dorsodistal spines; setose tarsus very short, of about 1/5 prodopus length; prodopus strongly curved in proximal third and almost straight in two distal thirds, with pronounced heel bearing 2 robust spines and a more slender spine; sole with 7 curved, anteriorly directed spines; propodal lamina very short, about ⅕ length of sole; claw stout and moderately curved, with very short auxiliaries.



Figs 18—21: *Anoplodactylus digitatus* (Böhm, 1879), ♂: 18) dorsal view; 19) lateral view; 20) cheliphore; 21) distal articles of oviger.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin first trunk segment to distal margin 4th lateral processes)	1.55
Width of trunk (across first lateral processes)	0.97
Length of proboscis	0.69
Length of abdomen	0.29
Third leg:	
Coxa 1	0.25
Coxa 2	0.60
Coxa 3	0.27
Femur	1.05
Tibia 1	0.96
Tibia 2	1.00
Tarsus	0.12
Propodus	0.58
Claw	0.35
Auxiliaris	0.03

♀: In general habitus and size as ♂, except for sexual characters. A remarkable sexual dimorphism is the deep transverse furrow at the ventral side of the ♀ proboscis.

The genital processes of the second coxae of legs 3—4 are much shorter and more robust in the ♀, bearing several short setae distally. Moreover, the dorsodistal femoral tubercle is slightly shorter than in males.

Distribution: The species is known with certainty from scattered locations in the tropical Indo-Pacific, Caribbean and Mediterranean. Up to now it was unknown from Malaysia, though the type locality and Stock's record (1954: 80, fig. 37c—e, sub *A. saxatilis*) from Singapore are close to the area studied.

Remarks: Though *A. digitatus* is known for more than a century, a detailed description of this species has never been given.

It is very similar to *Anoplodactylus brucei* Child, 1990 from the Australian barrier reef. The only reliable character to distinguish both species seems to be the presence of palp buds in the ♂ *brucei* (cf. Child 1990: 327—330, fig. 6). Unfortunately the ♀ of this species is still unknown as to allow a more detailed differentiation.

Anoplodactylus glandulifer Stock, 1954 Figs 27—30

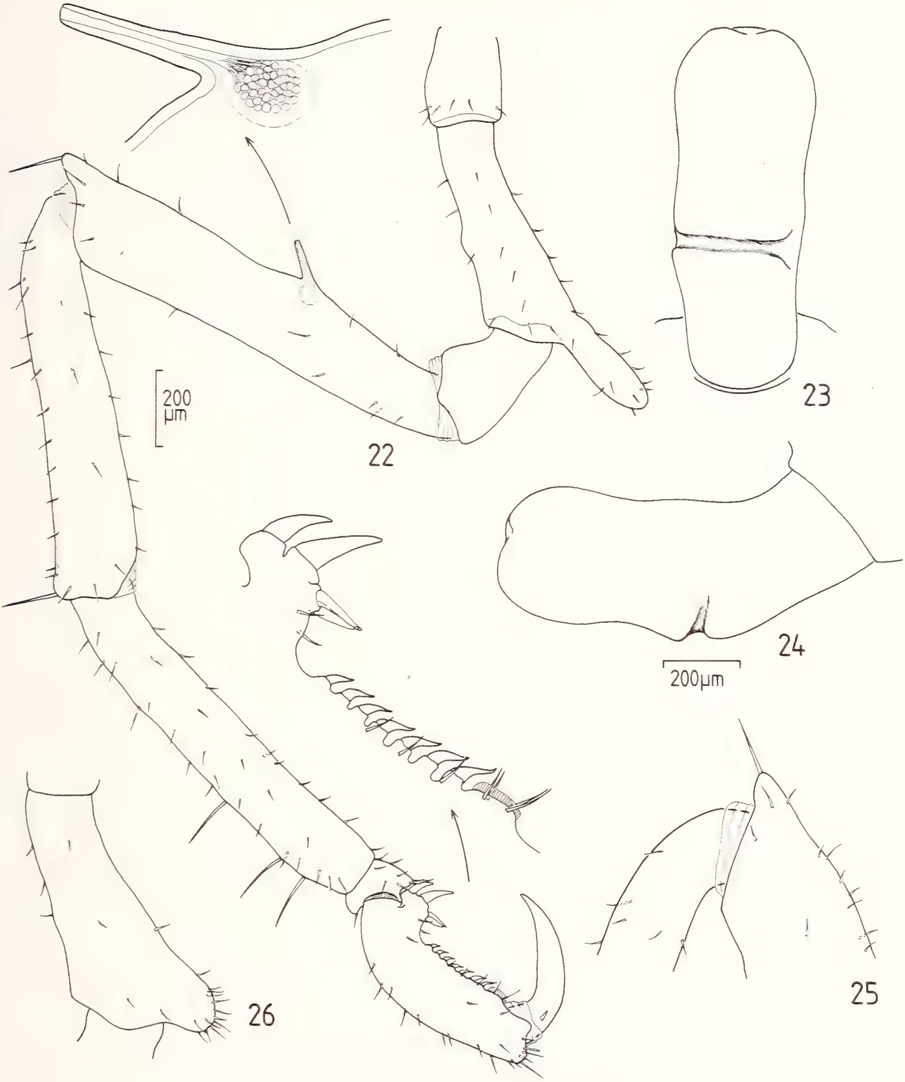
Anoplodactylus glandulifer: Child 1991: 143—144 [literature].
Anoplodactylus multiclavus Child, 1977: Stock 1986: 439 [literature].

Material: 3 ♂ (1 ov.), deposited as follows. — 1 ov. ♂ (ZFMK), 1 ♂ (Coll. Müller), 1 ♂ (MNHN); fringing reef at Pulau Babi Besar; reef flat, under dead coral rocks covered with coralline algae, intertidal-1 m, 1 April 1991.

This species has a wide distribution in the tropical Indo-Pacific and the Caribbean.

Sutures are present or absent between the first 3 trunk segments. The number of cement gland cups generally varies from 2—5.

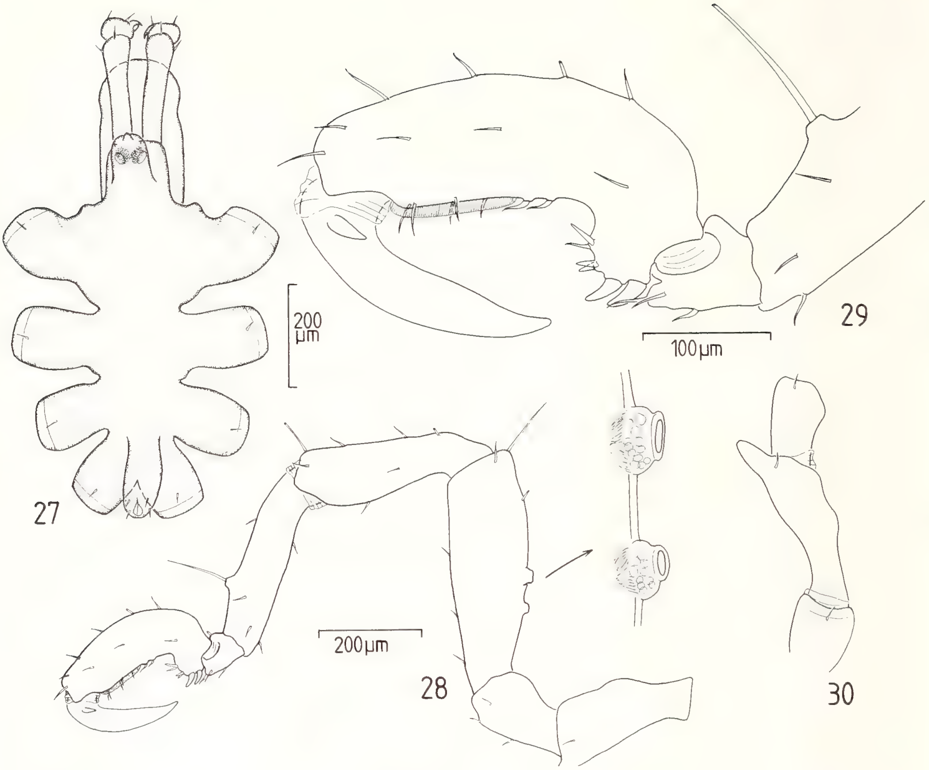
The Malaysian specimens have all trunk segments fused and only 2 cement gland cups on each femur. The second coxa ot the 4th legs is elongate, with a relatively slender ventrodistal genital process. The propodal sole bears a long lamella and only 2 proximal, anteriorly directed spines.



Figs 22—26: *Anoplodactylus digitatus* (Böhm, 1879), ♂: 22) 3rd leg. ♀: 23) proboscis, ventral view; 24) proboscis, lateral view; 25) 3rd leg, distal part of femur and proximal part of tibia 1; 26) second coxa of 3rd leg.

Anoplodactylus pseudotarsalis n. sp. Figs 31—36

Holotype: ♂ (ZFMK), fringing reef at Pulau Babi Besar; dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*) on outer reef flat, reef margin and upper coral slope, 1—2 m, 2—9 April 1991.



Figs 27—30: *Anoplodactylus glandulifer* Stock, 1954, ♂: 27) dorsal view; 28) 3rd leg; 29) distal part of 3rd leg; 30) coxae of 4th leg.

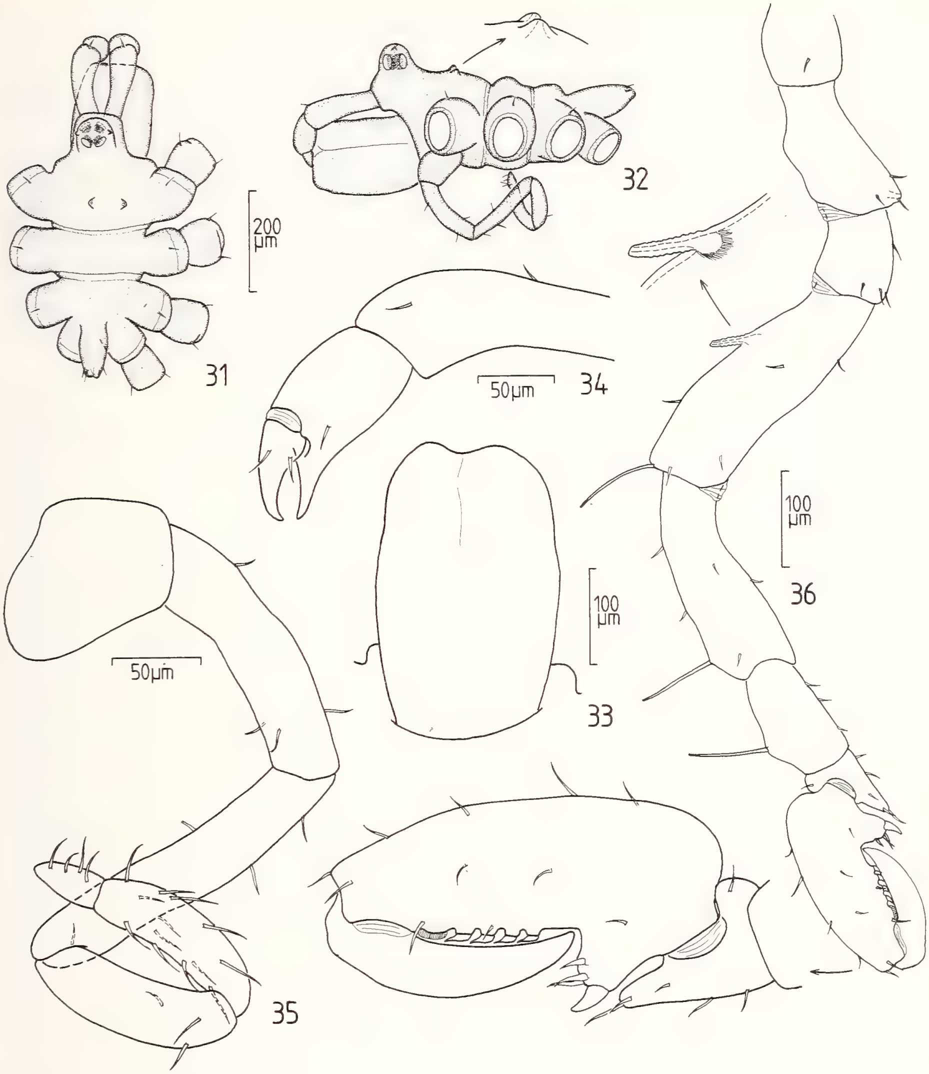
Paratypes: 3 ♂ (2 ov.), 2 ♀, deposited as follows. — 1 ♂ (ov.), 2 ♀ (ZFMK), 2 ♀ (1 ov.) (Coll. Müller); collected together with holotype.

Diagnosis: Tiny species of *Anoplodactylus* of robust habitus and with pair of small tubercles showing an apical pore on dorsum of first trunk segment behind ocular tubercle. Chelifore-fingers non-denticulate. Cement gland tube slender and straight, 0.4 times length of femur diameter; tarsus ventrodistally projected along entire length of propodal heel.

Description (♂ holotype): Outline of trunk oval. Tiny species of robust habitus, two distal trunk segments fused. Lateral processes smooth, those of segments 1—3 bearing a short simple seta dorsodistally; lateral processes separated by about ⅕ their diameters. Ocular tubercle as long as wide, broadly rounded distally.

Eyes large, oval and well pigmented.

Proboscis robust and cylindrical, 1.7 times longer than wide, lateral margins slightly convex.



Figs 31—36: *Anoplodactylus pseudotarsalis* n. sp., ♂ holotype: 31) dorsal view; 32) lateral view; 33) proboscis, ventral view; 34) cheliphore; 35) oviger; 36) 3rd leg.

Abdomen almost horizontally directed, somewhat extending beyond distal margins of 4th lateral processes.

Chelifores slender, scape relatively short and slightly extending beyond distal margin of proboscis; chela ovoid, somewhat longer than well curved, non-denticulate fingers; movable finger with 2 short setae in proximal half.

Oviger slender and 6-articulated, typical for genus; proximal article much wider than others, ⅔ length of second; third article longest, 1.3 times length of second; articles 4 and 5 subequal in length, 5th more densely setose; small terminal article roughly ovate, with 4 short setae.

Legs moderately robust, bearing few short setae and a slender spine at dorsodistal margin of femur and tibiae; short coxae 1 and 3 subequal in length; second coxa more slender, 1.7 times length of first and third; femur the longest article, with a slender, anteriorly directed cement gland tube (granulate margins!) near dorsal midpoint of article, 0.4 times length of femur diameter; first tibia almost twice length of second tibia; tarsus ventrodistally with triangular projection along entire length of propodal heel; propodus robust, the strong propodal heel bearing a strong distal spine and 3 more slender spines at the anterodistal margin; propodal sole straight, bearing 4 short and curved, anteriorly directed spines; distal lamella short, about ⅙ length of sole; claw robust and weakly curved, without trace of auxiliaries.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin first trunk segment to tip of abdomen)	0.52
Width of trunk (across first lateral processes)	0.37
Length of proboscis	0.21
Length of abdomen	0.13
Third leg:	
Coxa 1	0.08
Coxa 2	0.15
Coxa 3	0.09
Femur	0.26
Tibia 1	0.22
Tibia 2	0.13
Tarsus	0.07
Propodus	0.21
Claw	0.14

♀: In size and general habitus as ♂, except for sexual characters. The pair of tubercles on the dorsum of the first trunk segment is also present in the ♀.

Etymology: The specific name refers to the close relationships with *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968.

Distribution: Tioman Archipelago, Malaysia.

Remarks: The new species is closely allied to *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968. A redescription of *tarsalis* is given below, based on material from Kenya, to point out the differences between both species in detail.

At first sight, viewed with a stereomicroscope, both species do not show striking differences, except for the somewhat larger size of *tarsalis*. Both have a robust habitus, a slender cement gland tube and a ventrodistally projected tarsus. However, a detailed examination revealed some remarkable differences as the pair of tubercles with an apical pore on the dorsum of the first trunk segment in *pseudotarsalis* n. sp. Such a feature is known up to now only from the Caribbean *Anoplodactylus jonesi* Child, 1974, to which the new species does not show close affinities. Moreover, the proboscis, cheliphores and walking legs (particularly the second coxa) are slenderer in *pseudotarsalis*. The cement gland tube of this species is longer (0.4 times length of femur diameter), with granulate margins. The short cement gland tube of *tarsalis* (0.2 times length of femur diameter) has smooth lateral margins.

Anoplodactylus tarsalis Stock, 1968 Figs 37—42

Stock 1968: 52—54, fig. 19. Arnaud 1973: 955. Child 1988a: 20. Müller 1990a: 78.

Material: 1 ♂, 1 ♀ (ZFMK), Kenya; near Watamu, south of Malindi, dead corals covered with algae, 0—0.5 m, 24 July—7 August 1989, leg. det. H.-G. Müller.

Description (♂): Small species of robust habitus, trunk oval in outline. Two distal trunk segments fused. Segments 1—3 with 1—2 short middorsal setae and a short dorsodistal seta on each lateral process. Lateral processes smooth, separated by ⅓—⅕ of their diameters. Ocular tubercle wider than long, broadly rounded distally.

Eyes large, oval and well pigmented.

Proboscis very robust with convex lateral margins, 1.6 times longer than wide.

Abdomen horizontal, somewhat extending beyond distal margins of 4th lateral processes.

Chelifores relatively robust, short scape somewhat extending beyond distal margin of proboscis; chela ovoid, slightly longer than the well curved, non-denticulate fingers; cutting edges of fingers weakly granulate; movable finger with 3, immovable finger with 5 short setae.

Oviger relatively slender and 6-articulated, typical for genus; proximal article much wider than others, ⅔ length of second; third article longest, 1.2 times length of second; 4th and 5th article subequal in length, 4th more densely setose; small terminal article roughly ovate, bearing 5 short setae.

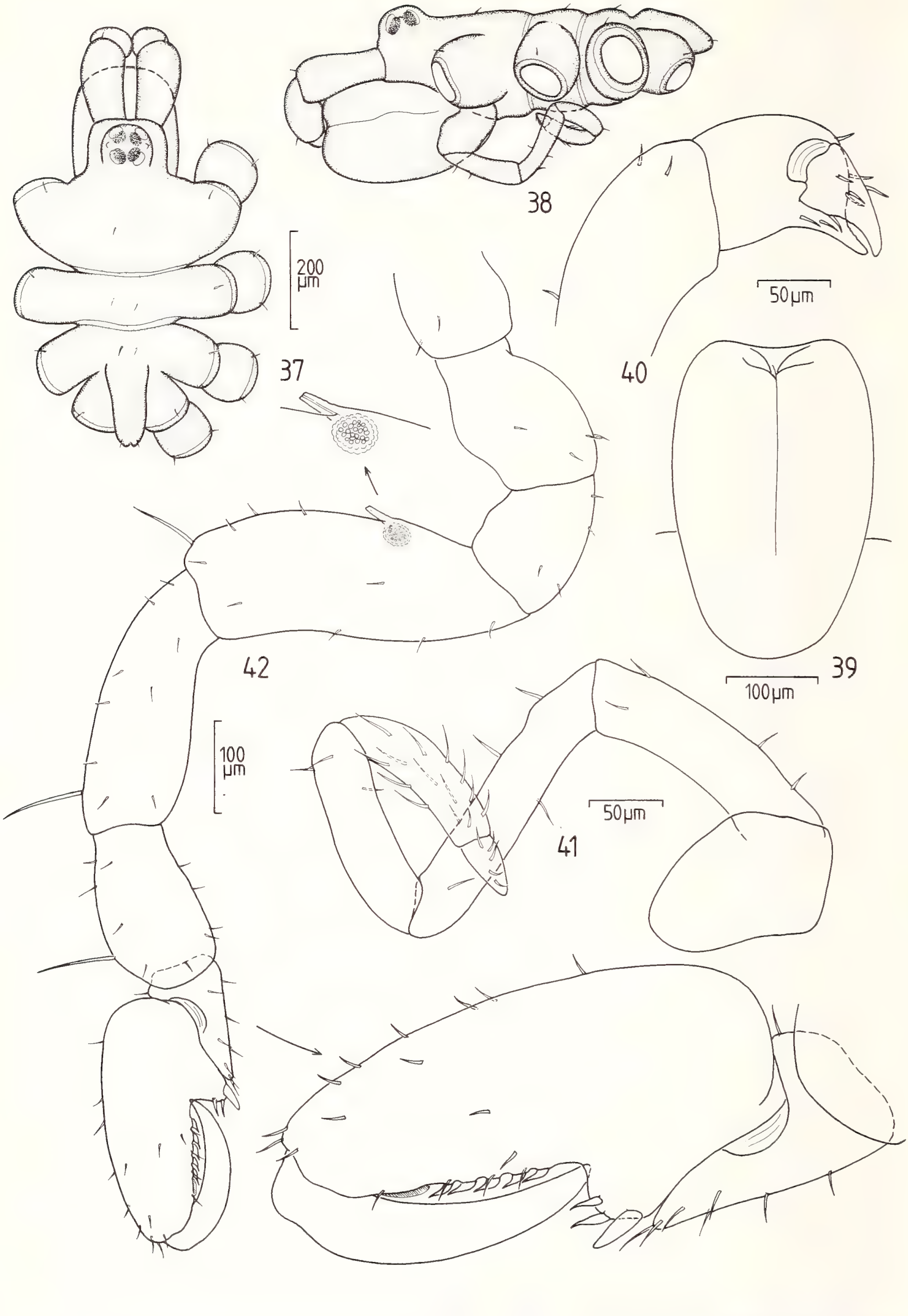
Legs robust, bearing few short setae and a slender spine on dorsodistal margins of femur and tibiae; coxa 1 and 3 subequal in length, second coxa 1.4 times longer; femur the longest article, with a short, slender and anteriorly directed cement gland tube in proximal half of femur, 0.2 times length of femur diameter; first tibia 1.4 times length of second tibia; tarsus ventrodistally with triangular projection along entire length of propodal heel; propodus robust, the strong proximal heel bearing one robust and 2 slenderer spines; propodal sole straight, bearing 4 short and curved, anteriorly directed spines and a short distal lamella of ¼ sole length; claw robust and moderately curved, without trace of auxiliaries.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin first trunk segment to tip of abdomen	0.66
Width of trunk (across first lateral processes)	0.47
Length of proboscis	0.36
Length of abdomen	0.18
Third leg:	
Coxa 1	0.11
Coxa 2	0.17
Coxa 3	0.12
Femur	0.32
Tibia 1	0.26
Tibia 2	0.19
Tarsus	0.13
Propodus	0.27
Claw	0.17

♀: In size and habitus as ♂, except for sexual characters.

Distribution: Known only from the Philippines, Madagascar and Kenya.


38
200 µm
40
50µm
37
39
100µm
42
100 µm
50µm
41

Figs 37—42: *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968, ♂ from Kenya: 37) dorsal view; 38) lateral view; 39) proboscis, ventral view; 40) cheliphore; 41) oviger; 42) 3rd leg.

Remarks: A detailed redescription of *A. tarsalis* became necessary to feature all the differences from the new species *A. pseudotarsalis* described above. The present material of *A. tarsalis* has already been recorded from Kenya by Müller (1990a: 78).

Anoplodactylus pycnosoma (Helfer, 1938) Figs 43—48

Nakamura & Child 1991: 30 [literature].

Material: 2 ♂ (1 ov.) (ZFMK), Pulau Babi Besar; reef-flat, under dead coral rocks covered with coralline algae, 0—1 m, 1 April 1991. 1 ♂ (MNHN), Pulau Babi Besar; dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*) on outer reef flat, reef margin and upper coral slope, 1—2 m, 2—9 April 1991. 1 ov. ♂ (Coll. Müller), Pulau Babi Besar; in heap of dead coral rocks on outer reef flat, intertidal, 2 April 1991.

The Malaysian material shows some differences to the specimens reported by Stock (1954: 75—77, fig. 33) from Japan and Müller (1990b: 100, figs 7—13) from La Réunion, which makes a supplementary description useful to show the variability.

Specimens from Malaysia are slenderer than the material mentioned above and the lateral processes are more widely separated, more or less by their diameter. The suture lines between body segments 1—2 and 2—3 are incomplete dorsally. Moreover, the suture line between 5th and 6th oviger segment is partially obliterated in the Malaysian material. The number of cement glands varies from 3—5 on each femur.

A. pycnosoma is very common in shallow waters of the temperate and tropical Indo-West-Pacific.

Pycnogonidae

Pycnogonum Brünnich, 1764

Pycnogonum asiaticum n. sp. Figs 50—55

Holotype: ♂ (ZFMK), Pulau Babi Besar; dead coral substratum (*Acropora* sp., *Pocillopora damicornis*) on outer reef flat, reef margin and upper coral slope, 1—2 m, 2—9 April 1991. Paratypes: 1 ♂, 8 ♀, deposited as follows. — 7 ♀ (ZFMK), 1 ♂, 1 ♀ (Coll. Müller), collected together with holotype.

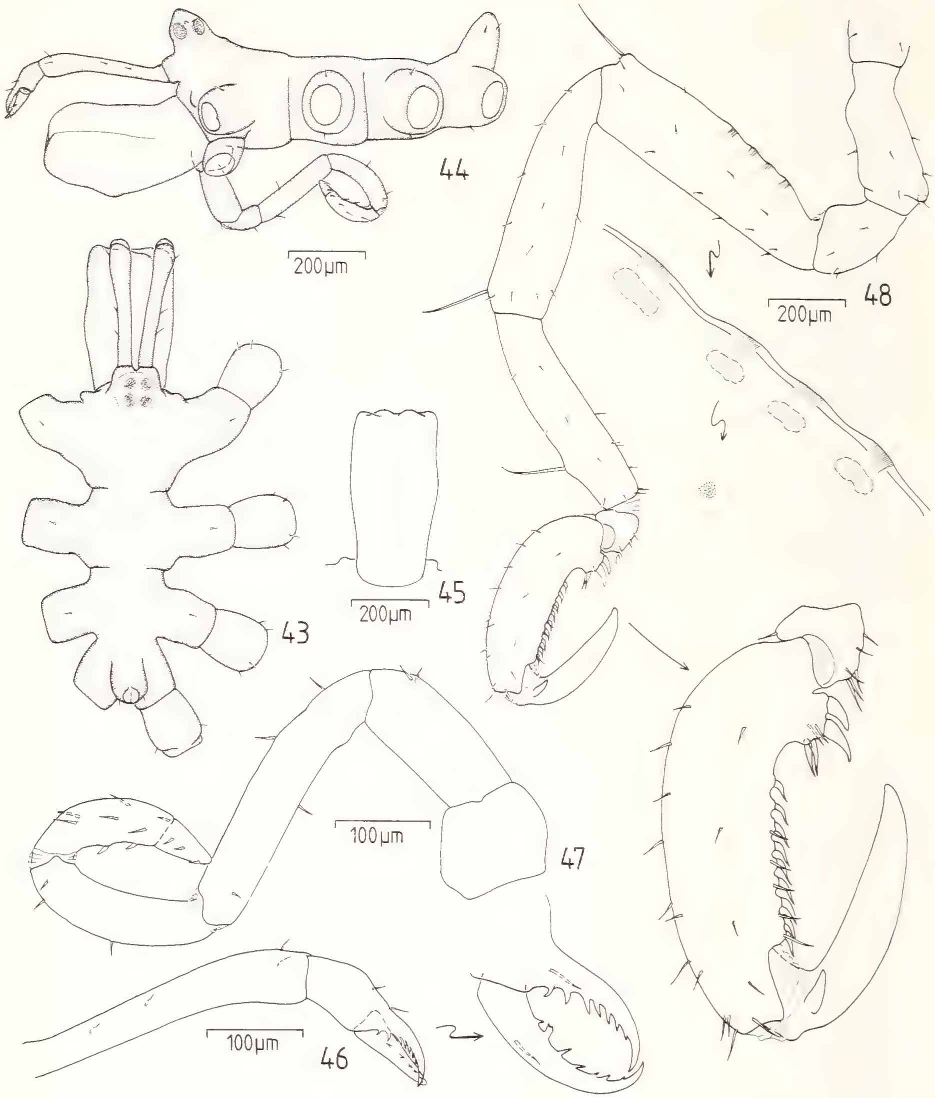
Diagnosis: *Pycnogonum* of robust habitus, body elongate-ovate in outline; rounded tubercle behind ocular tubercle and on dorsum of each trunk segment; moreover, dorsodistally rounded tubercle present on each lateral process; propodus of walking legs weakly curved with some sole spines, relatively large auxiliaries present.

Description (♂ holotype): Body robust, oval in outline, all segments well separated and covered with numerous papillose pores. Lateral processes separated by ⅓—⅕ their diameters, with a dorsodistal rounded tubercle. Each trunk segment with a dorsomedially rounded tubercle in posterior half; moreover, another more broadly rounded tubercle just behind the ocular tubercle. Ocular tubercle rounded, 1.5 times wider than long.

Eyes large, oval and well pigmented.

Proboscis broad and cylindrical, somewhat narrowing distally to blunt distal margin; proboscis of ⅖ body length.

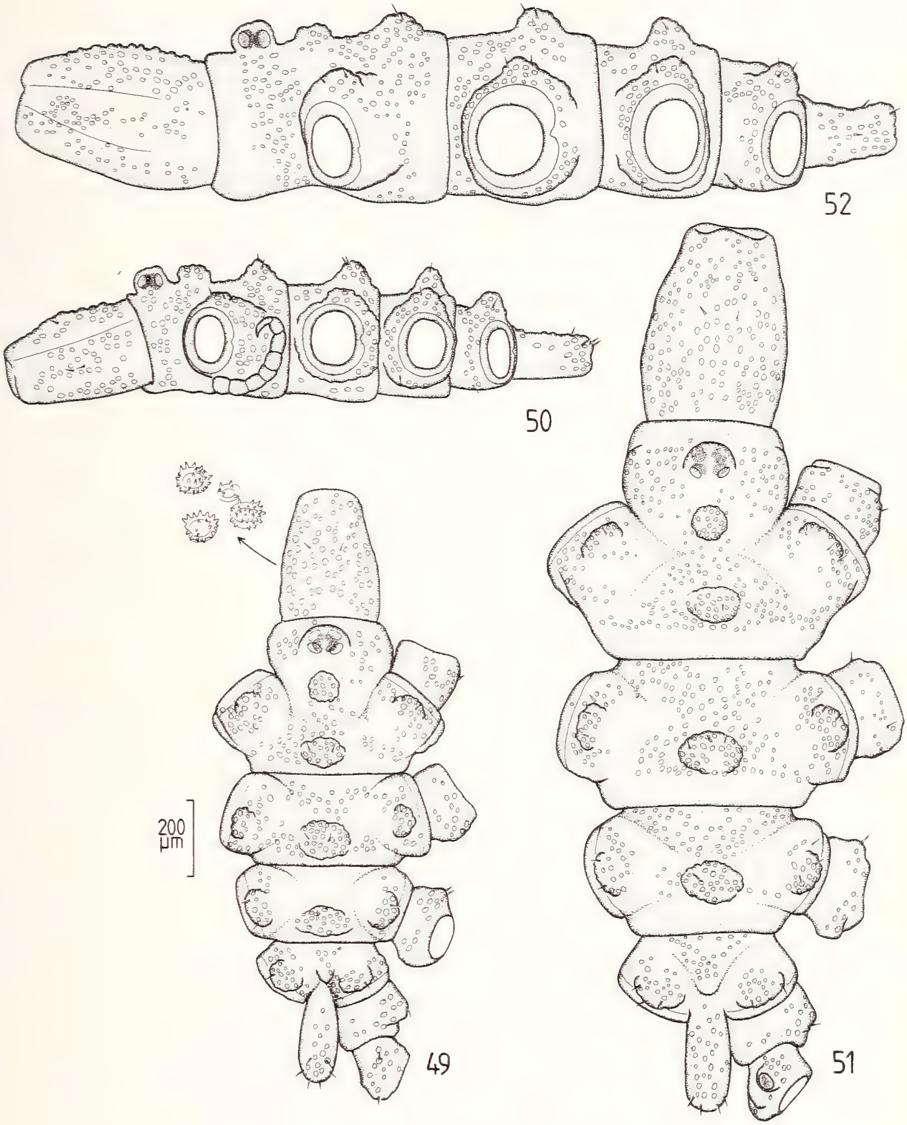
Abdomen carried horizontally, slightly widening distally with a rounded apex bearing 5 short setae; abdomen well extending beyond the first coxae of 4th lateral processes.



Figs 43—48: *Anoplodactylus pycnosoma* (Helfer, 1938), ♂: 43) dorsal view; 44) lateral view; 45) proboscis, ventral view; 46) cheliphore; 47) oviger; 48) 3rd leg.

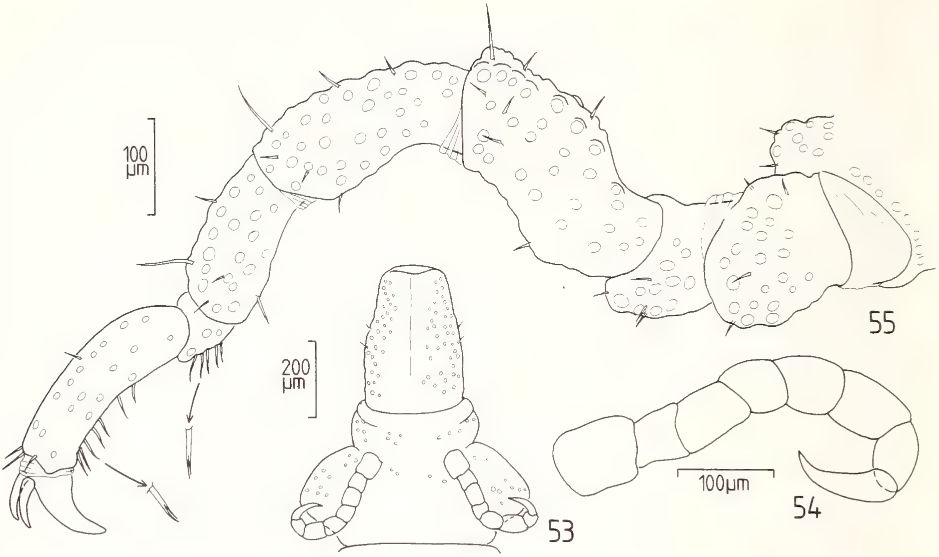
Oviger small and 8-articulated, articles 1—7 subequal in length; terminal article claw-shaped, as long as articles 6—7 together.

Legs very robust and sparsely setose, 1st and 3rd coxae subequal in length; second coxa longest, 1.3 times length of 1st and 3rd; femur the longest and widest article with shallowly rounded hump on ventral side; 1st tibia 1.4 times length of 2nd; femur



Figs 49—52: *Pycnogonum asiaticum* n. sp., ♂ holotype: 49) dorsal view; 50) lateral view. ♀ paratype: 51) dorsal view; 52) lateral view.

and tibiae with a slender dorsodistal spine; tarsus short, as wide as long, with some slender ventral spines; propodus weakly curved, palm with 7 slender spines; claw relatively short and well curved, ⅖ length of propodus; auxiliaries relatively slender, 0.6 times length of claw.



Figs 53—55: *Pycnogonum asiaticum* n. sp., ♂ holotype: 53) anterior part of body, ventral view; 54) oviger; 55) 3rd leg.

Measurements (mm):

Length of trunk (anterior margin first trunk segment to tip of abdomen	1.21
Width of trunk (across first lateral processes)	0.60
Length of proboscis	0.38
Length of abdomen	0.26
Third leg:	
Coxa 1	0.29
Coxa 2	0.41
coxa 3	0.33
Femur	0.67
Tibia 1	0.53
Tibia 2	0.38
Tarsus	0.18
Propodus	0.55
Claw	0.21
Auxiliaries	0.13

♀: In general features quite similar to ♂, except for the lack of ovigers. Females are distinctly larger, about 1.6 mm in length.

Etymology: The specific name refers to the continent where the type locality of the new taxon is situated.

Remarks: The affinities of *P. asiaticum* n. sp. are difficult to discuss, because it shows similarities to several other, partly incompletely described species. Its characteristic features are the arrangement of dorsal trunk tubercles, shape of proboscis, the weakly curved propodus and the presence of relatively large auxiliary claws. The large auxiliaries are the best feature to distinguish *P. asiaticum* n. sp. from other species of similar habitus, except for the Japanese *Pycnogonum benokianum* Ohshima, 1935. This species is very similar to *asiaticum*, but has a distally slenderer proboscis and no tubercles on the lateral processes. Moreover, the dorsomedian trunk tubercles are slenderer in *benokianum* (cf. Hedgepeth 1949: 304, fig. 49).

Acknowledgements

My thanks are due to Dr. F. Krapp, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, for the loan of some specimens of *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968 from Kenya.

Zusammenfassung

Eine dreiwöchige Feldarbeit zur Erfassung der mit totem Korallensubstrat vergesellschafteten Evertebraten zweier malaysischer Korallenriffe im Tioman-Archipel erbrachte 15 Pantopodenarten. Von diesen erwiesen sich 3, *Cheilopallene coralliophila* n. sp., *Anoplodactylus pseudotarsalis* n. sp. und *Pycnogonum asiaticum* n. sp., als neu für die Wissenschaft. Eine Wiederbeschreibung von *Anoplodactylus tarsalis* Stock, 1968, basierend auf Material aus Kenia, wird ergänzend eingefügt, um die Unterschiede zu *pseudotarsalis* n. sp. zu verdeutlichen. Drei weitere bereits bekannte Arten waren bisher nur vom Locus typicus auf den Philippinen bzw. von Australien nachgewiesen. Soweit das spärlich vorhandene Material überhaupt eine biogeographische Beurteilung zuläßt, zeigt die Flachwasser-Pantopodenfauna des Tioman-Archipels engere Beziehungen zur Fauna Ostasiens und Australiens. Etwa die Hälfte der gesammelten Arten hat eine weite Verbreitung im Indo-West-Pazifischen Raum.

References

Arnaud, F. (1973): Pycnogonides des récifs coralliens de Madagascar. 4. Colossendeidae, Phoxichilidiidae et Endeidae. — Tethys 4 (4): 953—960.

Arnaud, F. (1974): Pycnogonides recoltes aux Açores par les campagnes 1969 et Biacores 1971. — Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 3 (21): 169—186.

Arnaud, F. (1987): Les Pycnogonides (Chelicerata) de Mediterranee: Distribution ecologique, bathymetrique et Biogeographie. — Mesogee 47: 37—58.

Child, C. A. (1970): Pycnogonida of the Smithsonian-Bredin Pacific-Expedition, 1957. — Proc. biol. Soc. Wash. 83 (27): 287—308.

Child, C. A. (1975): Pycnogonida of Western Australia. — Smiths. Contr. Zool. 190: 1—29.

Child, C. A. (1977): On some Pycnogonida of French Oceania. — Proc. biol. Soc. Wash. 90 (2): 440—446.

Child, C. A. (1983): Pycnogonida of the western Pacific Islands, II. Guam and the Palau Islands. — Proc. biol. Soc. Wash. 96 (4): 698—714.

Child, C. A. (1988a): Pycnogonida of the western Pacific Islands, III: Recent Smithsonian-Philippine Expeditions. — Smiths. Contr. Zool. 468: 1—32.

Child, C. A. (1988b):Pycnogonida from Aldabra Atoll. — Bull. biol. Soc. Wash. 8: 45—78.

Child, C. A. (1990): Pycnogonida of the western Pacific Islands, VIII. Recent collections from Oslands of the Great Barrier Reef, Australia. — Proc. biol. Soc. Wash. 103 (2): 311—335.

Child, C. A. (1991): Pycnogonida of the western Pacific Islands, IX. A shallow-water Guam survey, 1984. — Proc. biol. Soc. Wash. 104 (1): 138—146.

Clark, W. C. (1961): Two new pycnogonids from the Maldive Islands. — Ann. Mag. nat. Hist. 13 (3): 291—296.

Fry, W. G. & J. W. Hedgpeth (1969): Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. Fauna of the Ross Sea, 7. — Mem. N. Z. Oceanogr. Inst. 49: 1—139.

Gonzalez, S. A. & M. E. Edding (1990): *Achelia assimilis* (Haswell, 1884) in the *Heterozostera* bed of Puerto Aldea, Coquimbo: first record from the northern Chilean coast (Pycnogonida: Ammotheidae). — Proc. biol. Soc. Wash. 103 (1): 151—156.

Hedgpeth, J. W. (1949): Report on the Pycnogonida collected by the Albatross in Japanese waters in 1900 and 1906. — Proc. U. S. natn. Mus. 98 (3231): 233—321.

Müller, H.-G. (1989): Shallow-water Pycnogonida from coral reefs at Moorea, Society Islands, with description of *Rhynchothorax tiahurensis* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 40 (2): 123—139.

Müller, H.-G. (1990a): Shallow-water Pycnogonida from Kenya and Sri Lanka, with descriptions of three new species. — Bonn. zool. Beitr. 41 (1): 63—79.

Müller, H.-G. (1990b): Pycnogonida from Coral Reefs at Réunion Island, Southern Indian Ocean. — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 45 (9): 97—102.

Nakamura, K. & C. A. Child (1991): Pycnogonida from waters adjacent to Japan. — Smiths. Contr. Zool. 512: 1—74.

Stock, J. H. (1954): Pycnogonida from Indo-West-Pacific, Australian, and New Zealand Waters. — Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 116: 1—168.

Stock, J. H. (1968): Pycnogonida collected by the Galathea and Anton Bruun in the Indian and Pacific Oceans. — Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 131: 7—65.

Stock, J. H. (1973a): Pycnogonida from south-eastern Australia. — Beaufortia 20 (266): 99—127.

Stock, J. H. (1973b): *Achelia shepherdi* n. sp. and other Pycnogonida from Australia. — Beaufortia 21 (279): 91—97.

Stock, J. H. (1986): Pycnogonida from the Caribbean and the Straits of Florida. — Bull. mar. Sci. 38 (3): 399—441.

Dr. Hans-Georg Müller, Pfaffenmühlerweg 2, D-6331 Waldsolms-Brandoberndorf. — Laboratoire de Biologie Marine et de Malacologie (E. P. H. E.), Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve, F-66025 Perpignan Cedex.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 1	S. 179—180	Bonn, Mai 1992

Nachruf

Am 22. Dezember 1991 verstarb

Dr. Hans Edmund Wolters.

Geboren am 11. Februar 1915 in Duisburg, verbrachte H. E. Wolters seine Jugend in Geilenkirchen bei Aachen, unweit der niederländischen und belgischen Grenze. Nach dem Ende des Zweiten Weltkrieges zunächst im Schuldienst, war er seit 1960 als freier Mitarbeiter und von 1966 an als Kustos, später Oberkustos in der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig in Bonn tätig, deren Leitung er 1973 als Nachfolger Prof. Günther Niethammers übernahm. Von 1974 bis 1979 redigierte er die Bonner zoologischen Beiträge. Auch nach seiner Pensionierung am 1. März 1980 war H. E. Wolters ständiger Gast und Mitarbeiter im Museum.

Sein Interesse galt vor allem der ornithologischen Systematik, besonders den supraspezifischen Taxa der Vögel, unter denen er sich mit den Passeriformes, in erster Linie mit den Estrildidae und Ploceidae, genauer beschäftigte und dabei schon früh cladistische Grundsätze anwandte. Seine Vorstellungen von einem „natürlichen" System der Vögel gibt seine 1975 bis 1982 erschienene Liste „Die Vogelarten der Erde" wieder, von der er freilich behauptete, sie sei ein paar Jahre zu früh erschienen, weil sie die (von Wolters sehr positiv bewerteten) Ergebnisse der DNS — DNS — Hybridisation Sibley's nur in geringem Umfang berücksichtigen konnte.

Die Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität in Bonn verlieh H. E. Wolters 1971 die Ehrendoktorwürde. Die Deutsche Ornithologen-Gesellschaft ernannte ihn anläßlich ihrer 100. Jahresversammlung in Bonn 1988 zum Ehrenmitglied, die Gesellschaft Rheinischer Ornithologen 1989. 1982 wählte ihn die American Ornithologist's Union zum korrespondierenden Mitglied, 1991 zum Ehrenmitglied.

Ergänzende biographische Angaben finden sich in Bonn. zool. Beitr. 22: 209 [1971]; 26: 1 [1975]; 31: 1 [1980]; und Tropische Vögel 13: 31 [1992]. Siehe auch Schuchmann, K.-L. & W. J. Bock (im Druck): In memoriam: Hans Edmund Wolters, 1915—1991. The Auk.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 43, Heft 1, 1992

INHALT

Distribution of the Pygmy Shrew *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 along the Eastern Adriatic Coast
B. Kryštufek & N. Tvrtković 1

Beobachtungen zum Verhalten und zur Nahrungswahl von Felsenmäusen (*Apodemus mystacinus*) aus Kroatien
S. von Groll 7

Variation in *Francolinus adspersus* Waterhouse, 1838, of the South West Arid Zone of Africa
P. A. Clancey 29

Note sur la validité de la sous-espèce de Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica namnetum*
E. Pasquet 35

✓**Zur Kenntnis der Gattungen *Boophis*, *Aglyptodactylus* und *Mantidactylus* (Amphibia: Anura) aus Madagaskar, mit Beschreibung einer neuen Art**
F. Glaw & M. Vences 45

✓**Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae)**
K. Henle 79

✓**Zur Ökologie von *Phrynocephalus helioscopus* (Pallas, 1771) in der Dschungarischen Gobi (Reptilia; Agamidae)**
F. Meyer & O. Zinke 131

Abolition of Alamirinae and ultimate rejection of Wasmann's theory of hermaphroditism in Termitoxeniinae (Diptera, Phoridae)
R. H. L. Disney & M. S. Cumming 145

Pycnogonida from Malaysian coral reefs, including descriptions of three new species
H.-G. Müller 155

Nachruf: H. E. Wolters verstorben 179

Buchbesprechung 28

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
SEP 30 1992
LIBRARIES

Band 43, Heft 2, 1992 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 181—213	Bonn, Juli 1992

Ankle bones: The Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny

Philip Hershkovitz

Abstract. Szalay's (1982a) arrangement of the Marsupialia into cohort Ameridelphia encompassing all New World marsupials except Microbiotheriidae, and cohort Australidelphia containing all Australian and the American Microbiotheriidae, based primarily on the pattern of articulation between the foot bones astragalus and calcaneus, has no leg to stand on. It is shown here that joint patterns of these ankle bones are variable and intergrading, and that the derived "continuous" joint patterns attributed exclusively to Australidelphia, evolved independently more than once from "separate" joint patterns attributed exclusively to Ameridelphia, and that both patterns occur in both hemispheres. Morphology of astragalus and calcaneus of the Chilean opossum, *Dromiciops gliroides* Thomas (*D. australis* Philippi, preoccupied), Szalay's australidelphian "morphotype", is essentially ameridelphian or didelphoid, and little if at all different from that of some didelphoid mouse opossums of the family Marmosidae. On the other hand, special characters of *Dromiciops* revealed here are such that this lone survivor of the Microbiotheriidae, cannot be ancestral to or descended from any known non-microbiotheriid. The arrangement of living American marsupials proposed here recognizes two major subdivisions of infraclass Marsupialia (Metatheria): cohort Microbiotheriomorphia with distinctive characters shared with living eutherians and monotremes, and the younger, independently evolved, cohort Didelphimorphia with the American orders Didelphidia and Paucituberculata, and the Australian superorder Dasyuromorphia.

Key words. Marsupial phylogeny; Australidelphia; Ameridelphia; Microbiotheriidae; *Dromiciops*.

Contents

Introduction 182
Material 182
Contemporaneous classifications 183
Discussion 184
  Marmosidae 189
  Caluromyidae 189
  Didelphidae 191
  Caenolestidae 192
  Microbiotheriidae 193
Taxonomic and locomotor significance of ankle bone articular patterns 194
Microbiotheriidae: Characterizations and Wagner trees 196
Some symplesiomorphic characters of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) 196
  (a) "Entotympanic" component of auditory bulla 197
  (b) Sagittal crest of the mesopterygoid fossa 199
  (c) Symphysis menti 201
  (d) Four lower incisors evenly spaced 202
  (e) Rete testis and related characters 203
  (f) Cloaca basicaudal 203
  (g) Serology 205

Marsupial evolution: Sequence of major events leading to living forms 206
Classification of living New World marsupials 208
Conclusions 209
Addendum 211
Acknowledgements 211
Literature cited 212

Introduction

The significance of the ankle bones astragalus and calcaneus in marsupial phylogeny and classification as conceived by Szalay (1982a, b) is critically examined. Szalay distinguished two morphological patterns (Plates I—IV). The first or primitive pattern, typified by ankle bones of early Cenozoic pediomyids and Recent didelphoids, is characterized by two separate facets on the calcaneal dorsal surface that articulate with a corresponding pair of separate facets on the astragalar plantar surface (Plates I, II, a, b). This pattern, said to be restricted to all living and known extinct American marsupials except the Microbiotheriidae, is the primary basis for Szalay's cohort Ameridelphia. The second or derived pattern, typified by the sole surviving microbiotheriid, the Chilean "monito del monte", *Dromiciops gliroides* Thomas (*D. australis* Philippi preoccupied), and morphotype of Szalay's cohort Australidelphia, is marked by coalescence of the once dual facets of each bone into a single continuous facet (Pls. III, IV, a, b). This pattern is, according to Szalay, the exclusive hallmark of all known Australian marsupials as well as the American Microbiotheriidae first known from the Oligocene. The family supposedly includes a number of referred extinct taxa which date back to the late Cretaceous (fide Marshall et al. 1990).

The acronym for the primitive, or separate lower ankle joint pattern, in Szalay's terminology, is SLAJP; and for the derived continuous lower ankle joint pattern, CLAJP. Of the two ankle bones in question only the astragalus articulates with the tibia and fibula for ankle joint movement. Variation within, or possible intergradation between the patterns, is not mentioned in Szalay's text. His concept of polarity is absolute and all American or Australian marsupials are explicitly included within their respective geographically restricted cohort. Other characters of possible phylogenetic significance, including the dental, are perfunctorily discussed and dismissed as comparatively unimportant.

The response by students of marsupial morphology and phylogeny to Szalay's interpretation has been mixed but with passive acceptance by most, and by others with uncritical incorporation of Szalay's cohorts into their respective phylogenetic arrangement of the Marsupialia. Strong objections to the classification raised by Reig et al. (1987, pp. 70, 77) seem to have passed unheeded by one coauthor in a subsequent publication (Marshall et al. 1990) and by the others in a later work (Kirsch et al. 1991). None compared marsupial ankle bones.

Material

The astragali and calcanei of 102 living American and Australian marsupials have been studied. All but those of 1 (*Lestodelphys*) are preserved in the Field Museum of Natural History (FMNH). They represent five of the six families and 18 of the 19 genera (*Glironia*, **Glironiidae**, lacking) of living American marsupials, and 6 (of ca 15) families, and 17 of the total number of genera of living Australian taxa. The ankle bone data for two representatives of the American Miocene Borhyaenidae have been taken from the literature. The material is listed in Table 1.

Tarsal bones of right, left, or of both feet of the same animal, were examined. Most bones were individually disengaged from dry, articulated foot skeletons or liquid-preserved specimens, hand cleaned by scraping after water softening of the dry overlying tissue.

Foot bone data were supplemented by examination and comparison of cranial and dental characters of living and extinct mammals. Selected nonskeletal traits, particularly urogenital features of specimens examined, and others described in the literature were taken into account.

Material borrowed from other institutions for use in this study are indicated by the abbreviations USNM (National Museum of Natural History, Washington, D. C.), PU (Princeton University, Peabody Museum), and UWMZ (University of Wisconsin Museum of Zoology).

Contemporaneus classifications

In the same symposium volume with Szalay's (1982a, p. 621) new appraisal of marsupial phylogeny and classification, is an article by Kirsch & Archer (1982, p. 595) on an interpretation of the relationships or carnivorous marsupials using "polythetic cladistics". The 54 characters of 71 living and fossil marsupial species listed in their Wagner tree and analyses include 37 dental, 17 basicranial, and no tarsal characters. The uniquely constructed hyper-inflated auditory bulla of *Dromiciops gliroides* is mistakenly characterized in their Wagner tree analysis as primitive ("0.0") with components "alisphenoid and perioticum not or little expanded" (Kirsch & Archer 1982, p. 600). A number of their Wagner tree characters, they note, are overlapping or not discriminating. I find many, like the one attributed to *Dromiciops*, inaccurate. The authors conclude, nevertheless, that their cladistic manipulations clarified or resolved some problems of dasyurid taxonomy.

Aplin & Archer (1987) offer a "syncretic classification" fashioned from their attempt to reconcile or reinterpret the oft conflicting or redundant systematic arrangements proposed by various authors during the last two centuries. Their product is a classification top heavy with higher categories beginning with Subclass Theria and continuing through the descending ranks of Superlegion, Legion, Sublegion, Infralegion, Infraclass, Superdivision, Division, Supercohort, and a rest stop at Szalay's cohorts Ameridelphia and Australidelphia. Characters of those cohorts are discussed or cited, but not verified. Special attention is given to the pros and cons of the position of the microbiotheriid *Dromiciops* as an australidelphian with Microbiotheria Ameghino included in that cohort as an order.

In their systematic rearrangement of American marsupials (Reig et al. 1987, p. 78) they find Szalay's conclusions in direct conflict with their own as well as other arrangements. They question Szalay's identifications of some early fossils used in the construction of his branching classification of ameridelphians based on tarsal bone morphology, and note inconsistencies and contradictions in some of his data. Regarding *Dromiciops*, they declare that it "is clearly a didelphimorph, although belonging to a taxon within Didelphimorphia well-differentiated on the basis of several dental, soft part anatomical, and biochemical features; it shows no special similarities to Australian marsupials and indeed represents the most derived taxon in a lineage that is continuously documented from the earliest didelphimorphs onward" (Reig et al. 1987, p. 71). As for Australian marsupials, Reig et al. contend that the likely ancestor was a *Monodelphis*-like didelphoid, not a microbiotheriid. Their arrangement of American marsupials, borhyanoids excepted, is contained within the Order Polyprotodonta Owen, 1866, with its American suborder Didelphimorphia Gill, 1872, subdivided into superfamilies Microbiotherioidea Ameghino, 1887, and Didelphoidea Osborn, 1910. Their phylogram (Reig et al. 1987, p. 80, plate 69) shows the Microbiotherioidea as the upper Cretaceous stock from which American and Australian marsupials diverged. Foot bones were not examined or mentioned.

Marshall (1987), in a report on Itaboraian (Middle Paleocene) marsupials, reconsidered the systematics of American marsupials just proposed by Reig et al. (1987, p. 81). He allowed, in partial agreement with Szalay (1982a), that the Microbiotheriidae might represent the ancestral stock for at least some Australian marsupials. Fundamental to Marshall's (1987, p. 90) thinking is that South America was the primary area of early marsupial cladogenesis, "and that all basic aspects of marsupial evolution and distribution can be explained envisioning initial dispersal of stocks from, and not to, that continent."

The dissertation on phylogenetic origins, relationships and classification by Marshall et al. (1990, p. 457) is based entirely on molar morphology. The authors adopt without reservation Szalay's cohorts Ameridelphia and Australidelphia, based primarily on tarsal bone morphology. Differences between their and the Aplin & Archer (1987) classifications are explained. It appears that Szalay's (1982a) clear and unequivocal description of late Cretaceous pediomyids as didelphoid, and installation of the group within the Ameridelphia, was misread, misunderstood or somehow confounded by Marshall et al. (1990, p. 457). Their inclusion of the pediomyids within the Australidelphia is misguided. Their newly proposed cohort Alphadelphia includes *Peradectes elegans* Matthew & Granger. As depicted by Fox (1983, p. 1575), the species appears to be marked by a staggered i3, a didelphoid autapomorphy.

Separation of all American from all Australian marsupials has long been recognized by systematists. Szalay's (1982a, b) classification founded primarily on tarsal bone morphology is, however, the first to treat the American Microbiotheriidae as australidelphian. To my knowledge, no authors following Szalay (1982a) have actually compared the astragalus and calcaneus of *Dromiciops* with those of other marsupials for verification of the characters said to distinguish cohort Ameridelphia from cohort Australidelphia.

Discussion

The revision of marsupial classification by Szalay (1982a) contains no list of specimens examined or the documentation for any in the form of catalog number or specific institution where preserved. Tarsal bones actually described and figured diagrammatically, ostensibly the ones examined, are of the following taxa, lettering and mix of names for astragali and calcanei are Szalay's (1982a text, and Figs 1 through 9).

AMERIDELPHIA: Left astragalus and calcaneus with articular facets separate; identified in text as SLAJP or "separate lower ankle joint pattern" (Szalay, Fig. 6, A—H).

A. pediomyid
B. borhyaeniform
C. borhyaeniform

D. *Caenolestes*
E. *Thylacosmilus*
F. *Didelphis* "*patagonicus*" (right foot bones, Szalay 1982a, Fig. 1)
G. *Chironectes*
H. *Glironia*
The following mentioned in text:
Marmosa sp. (Szalay 1982a, Fig. 3, p. 625
Prothylacinus patagonicus (fossil, Szalay 1982a, p. 628)
"*Sipalocyon*" (fossil, Szalay 1982a, p. 628)
Cladosictis patagonica (fossil, Szalay 1982a, p. 628).

AUSTRALIDELPHIA: Left astragalus and calcaneus with articular facets continuous as one; identified in text as CLAJP or "continuous lower ankle joint pattern (Szalay, Fig. 6, I—Q).

I. *Dromiciops australis*
K. *Neophascogale*
L. *Myrmecobius*
M. *Thylacinus*
N. *Perameles*
O. *Notoryctes*
P. *Distoechurus*
Q. *Hypsiprymnodon*
— *Cercartetus* (Szalay, Figs 4, 5)

In a second review of the same data Szalay (1982b) adds to his Ameridelphia the figures of the right astragalus and calcaneus of *Philander opossum*, *Caenolestes* sp., and a pediomyid. To the Australidelphia are added the right astragalus and calcaneus of a *Notoryctes*, a *Neophascogale*, and a *Dromiciops* "representative of the australidelphian morphotype." Specimens described in that work are documented by catalog number and institution. Whether or not the left bones described or figured in the original work (Szalay 1982a) are mates of the right foot bones figured in the second (Szalay 1982b) is speculative.

The total number of Ameridelphia ostensibly examined by Szalay represent only 6 living and 6 extinct species. All 9 species of Australidelphia examined are Recent.

Szalay's descriptions of the tarsal bones may have been entirely derived from the 17 figured or their diagrammatic representations, and 5 mentioned in text. There is no indication in the text that more than a single astragalus or calcaneus per taxon (many polytypic) had been examined. Nothing is said of variation although no two bones of the same taxon are exactly alike, some grossly different.

As seen by Szalay (1982a, p. 634; 1982b, p. 187), the similarity in tarsal bone morphology and other shared characters of his australidelphians "firmly points to the origin of the protodasyurid if not from a didelphid (sensu stricto) or pediomyid (sensu lato) but from an australidelphian source which is perhaps best estimated to be a dromiciopsion." The only "dromiciopsion" with known tarsal bone morphology is the living American *Dromiciops gliroides*. Szalay's reasoning here regarding possible australidelphian origins seems convoluted and is anachronistic.

Most parsimonious interpretation of tarsal bone similarities between marsupials as widely separated as *Dromiciops* is in time and place from present and past

Australian marsupials, is, as shown beyond, the independent evolution in each lineage of CLAJP from SLAJP which, according to Szalay (1982a, pp. 625, 630, caption Figure 6), and as seen in nearly all other mammals, is the primitive therian pattern. Other shared similarities, if not metatherian plesiomorphs, and most are, may also have evolved independently or in parallel. Most important and entirely ignored by Szalay are certain unique characters that stamp *Dromiciops gliroides* as sole survivor of a lineage derived independently from a species near the ancestral metatherian.

Evidence revealed by skeletal material at hand completely confirms not only the interpretation of a number of independent derivations of CLAJP from SLAJP, but also the occurrence of both patterns among both Australian and American marsupials (Table 1, Plates I, II, III, IV).

In living American marsupials the continuous ankle bone pattern of astragalus and calcaneus (CLAJP) or simply C, is seen in *Dromiciops* but with some evidence of intermediacy between it and SLAJP, or simply S, of other American marsupials. The C pattern appears in all calcanei of the Marmosinae (Marmosidae) examined but only to variable degrees in the astragalus. The calcaneus of the Caluromyidae, like that of the preceding, is also CLAJP or C, the astragalus, however is unmodified S in the few specimens examined.

Dominant among Australian marsupials is the continuous or C ankle bone pattern. In all Peramelidae and Macropodidae examined, however, the separate or S pattern prevails. Representatives of the many more Australian taxa not examined may reveal more samples of S with consistency at the generic if not family level.

Tarsal bone patterns of each foot skeleton examined are listed in Table 1. Characters of those of living American marsupials are summarized below. For the classification see page 208.

Table 1: Articular facets between facing surfaces of astragalus and calcaneus, S = separate; C = continuous; M = intermediate; L = left foot; R = right foot.

Name	FMNH	Astragalus	Calcaneus
AMERICAN			
MARMOSIDAE			
Marmosinae			
Gracilinanus marica	18907	C (L)	C (L)
Marmosa chapmani	61878	S (L)	C (L)
Marmosa robinsoni	121547	C (R)	C (L)
Marmosa robinsoni	34898	S (R)	C (R)
Marmosa robinsoni	58817	S (R)	C (R)
Marmosa robinsoni	58818	S (L)	M (L)
Marmosa robinsoni	58819	S (R)	M (R)
Marmosops noctivagus	70946	S (L)	C (L)
Marmosops noctivagus	70952	S (R)	C (R)
Micoureus demerarae	18904	S (L)	C (L)
Lestodelphyinae			
Lestodelphys halli	22422[1]	S (L)	C (L)
Thylamyinae			
Thylamys elegans	119487	S (L)	M (L)
Thylamys palliolatus	22178	S (L)	S (L)

Name	FMNH	Astragalus	Calcaneus
Monodelphinae			
Monodelphis touan	94018	S (L)	S (L)
Metachirinae			
Metachirus nudicaudatus	94287	S (R)	S (R)
Metachirus nudicaudatus	70988	S (L)	S (L)
Metachirus nudicaudatus	70988	S (R)	S (R)
Metachirus nudicaudatus	70989	S (L)	S (L)
Metachirus nudicaudatus	69806	S (L)	S (L)
CALUROMYIDAE			
Caluromyinae			
Caluromys philander	61877	S (L)	C (L)
Caluromys lanatus	60598	S (L)	C (R)
Caluromys lanatus	60588	S (R)	C (L)
Caluromys lanatus	124595	S (L)	M (L)
Caluromys lanatus	60697	S (R)	C (R)
Caluromys lanatus	49337	S (L)	C (L)
Caluromysiops irrupta	121522	S (R)	C (L)
Caluromysiops irrupta	60698	S (L)	C (R)
DIDELPHIDAE			
Chironectes minimus	58807	S	S
Chironectes minimus	60576	S (R)	S (R)
Chironectes minimus	60517	S (R, L)	S (R, L)
Chironectes minimus	122156	S	S (R)
Chironectes minimus	127356	S (R, L)	S (R, L)
Chironectes minimus	60091	S (R, L)	S (R, L)
Chironectes minimus	121639	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis albiventris	75103	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis albiventris	75104	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis albiventris	124596	S (R)	S (R)
Didelphis albiventris	124600	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis marsupialus	128386	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis marsupialis	128387	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis marsupialis	128388	S (R)	S (R)
Didelphis virginiana	42697	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis virginiana	60363	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis virginiana	108696	S (R, L)	S (R, L)
Didelphis virginiana	122152	S (R, L)	S (R, L)
Lutreolina crassicaudata	60730	S (R)	S (R)
Lutreolina crassicaudata	22419[1]	— —	S (L)
Philander andersoni	70986	S (R)	S (R)
Philander opossum	50576	S (R)	S (R)
Philander opossum	60097	S (R)	S (R)
Philander opossum	69805	S (R)	S (R)
Philander opossum	60501	S (R)	S (R)
Philander opossum	121525	S (L)	S (L)
BORHYAENIDAE			
Prothylacinus patagonicus[2]	Princeton U.	S	—
Cladosistus lustratus[3]	Princeton U.	—	S
CAENOLESTIDAE			
Caenolestes fuliginosus	18604	S (R)	S (R)
Caenolestes fuliginosus	18604	S (L)	—
Lestoros inca	75123	S (L)	S (L)
Rhyncholestes raphanurus	22423	S (R)	M (R)

Name	FMNH	Astragalus	Calcaneus
MICROBIOTHERIIDAE			
Dromiciops gliroides	129804	C (R, L)	C (R, L)
Dromiciops gliroides	50072	C (L)	C (L)
Dromiciops gliroides	127453	—	C (L)
Dromiciops gliroides	127453	C (R)	C (R)
Dromiciops gliroides	129808	—	M (L)
Dromiciops gliroides	129809	C (R)	—
Dromiciops gliroides	134556	C (R)	M (R)
AUSTRALIAN			
DASYURIDAE			
Dasyuroides byrnei	127359	C (R)	C (R)
Dasyurus viverrinus	121206	C (L)	M (L)
Dasyurus viverrinus	42159	C (L)	C (L)
Dasyurus viverrinus	57209	C (R)	C (R)
Dasyurus viverrinus	57526	C (R)	C (R)
Dasyurus hallucatus	119803	C (R, L)	C (R, L)
Dasyurus hallucatus	119806	C (R, L)	C (R, L)
Dasyurus hallucatus	119808	C (R)	C (R)
Sarcophilus harrisii	127266	C (R, L)	C (R, L)
Sarcophilus harrisii	129428	C (R, L)	C (R, L)
Sarcophilus harrisii	47166	C (R, L)	C (R, L)
Sarcophilus harrisii	46006	C (R, L)	C (R, L)
MYRMECOBIIDAE			
Myrmecobius fasciatus	35259	C (R)	C (R)
PERAMELIDAE			
Echymipera sp.	60525	S (R, L)	S (R, L)
Echymipera sp.	60701	S (R, L)	S (R, L)
Echymipera sp.	121679	S (R, L)	S (R, L)
Isoodon obesulus	98899	S (R, L)	S (R, L)
Isoodon obesulus	98901	S (R, L)	S (R, L)
PHALANGERIDAE			
Phalanger orientalis	104803	C (R)	C (R)
Phalanger orientalis	60402	C (R)	C (R)
Trichosurus vulpecula	60389	C (L)	C (L)
Trichosurus vulpecula	57174	C (L)	C (L)
PETAURIDAE			
Petaurus australis	58964	C (L)	M (L)
Petaurus australis	60927	C (L)	C (L)
Petaurus breviceps	129430	C (R)	C (R)
Pseudocheirus peregrinus	134502	C (R)	C (R, L)
Schoinobates volans	60908	C (R)	C (R)
MACROPODIDAE			
Aepyprymnus rufescens	121645	S (L)	S (L)
Macropus fuliginosus	129434	S (L)	S (L)
Macropus robustus	104674	S (R, L)	S (R, L)
Macropus stigmaticus	60886	S (R)	S (R)
Macropus stigmaticus	60884	S (R, L)	S (R, L)
Potorous tridactylus	57805	C (R)	S (R)
Thylogale brunii	60682	S (R)	S (R)
Setonix brachyurus	135038	S (L)	S (L)
Dendrolagus matschiei	44428	S (L)	S (L)

---

[1] University of Wisconsin Museum of Zoology

[2] Sinclair (1906, pl. 54, figure 29) Miocene (Santa Cruz Formation)

[3] Sinclair (1906, pl. 54, figure 3) Miocene (Santa Cruz Formation)

Marmosidae (New)

Marmosinae (10 specimens). This presently established subfamily includes all mouse opossums historically included within the composite genus *Marmosa* currently divided into genera *Gracilinanus*, *Marmosops*, *Marmosa* and *Micoureus*.

Astragalus (Plates II, IV): Articular facets generally separate but those of the single available *Gracilinanus marica* (FMNH 18907) are continuous and practically indistinguishable from those of *Dromiciops*. The facets of *Marmosa robinsoni* (FMNH 121547) appear to be continuous but much of the appearance may have been caused by wear. In any event the pattern is more like the C of *Dromiciops* (cf. FMNH 129804) than intermediate between S and C.

Calcaneus (Plates I, III): Facets generally continuous but those of *Marmosa robinsoni* (FMNH 58818) nearer C than S, whereas those of FMNH 58819 are nearer S than C.

Remarks: The evolutionary trend in the Marmosinae has been toward the continuous ankle bone pattern or C, with that of the calcaneus already continuous except for occasional signs of intermediacy. The astragalar pattern is one of intergradation between S and C.

Lestodelphyinae (1 specimen)
Astragalus: S
Calcaneus: C

Remarks: Important external, cranial and dental differences between the Marmosinae and Lestodelphyinae suggest that the shared calcaneal joint pattern was independently evolved in each group. Likely, *Lestodelphys* represents a distinct family.

Thylamyinae (1 specimen)
Astragalus: S
Calcaneus: M (= intermediate) or S

Remarks: *Thylamys*, sole genus of the Thylamyinae has generally been treated as either subgenerically distinct from or strictly congeneric with *Marmosa*. Its incrassate tail, stout manual claws, unflared nasal bones at the nasomaxillary suture, and large third premolar, are, among other characters, distinctive. The separate astragalar pattern and intermediate calcaneal joint pattern not only add distance between *Thylamys* and the Marmosinae but emphasize the peculiarity of the latter. Present treatment of *Thylamys* within the family Marmosidae is uncertain.

Monodelphinae (2 specimens)
Astragalus (Plate II): Definitely S
Calcaneus (Plate I): Narrowly S

Metachirinae (5 specimens)
Astragalus (Plate II): S, the facets well separated
Calcaneus (Plate I): S

Caluromyidae

Caluromyinae (8 specimens)
Astragalus (Plate IV): Consistently S

Calcaneus (Plate III): C in 7 specimens, and one *Caluromys lanatus* (FMNH 124595) that appears to be more nearly S than C.

Remarks: The Caluromyinae have travelled their own pathway of tarsal bone evolution from S to C to nearly the same grade attained by the Marmosinae.

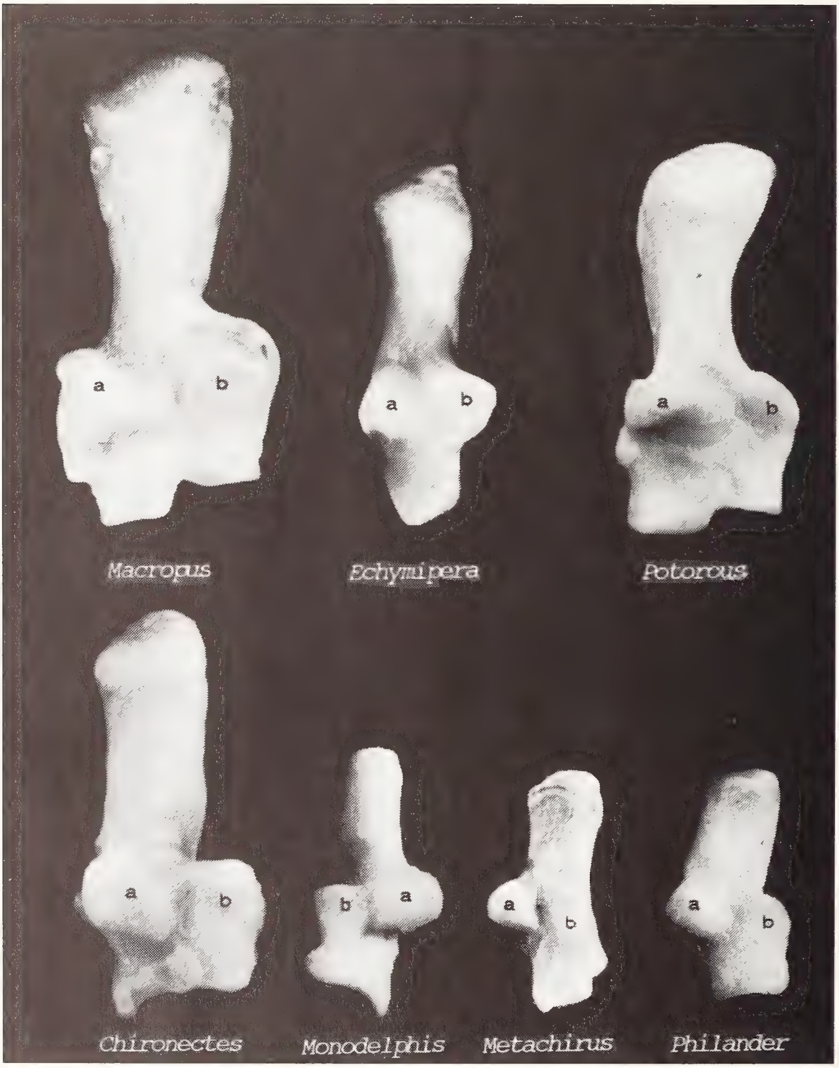

a
b
Macropus
a
b
Echymipera
a
b
Potorous
a
b
Chironectes
b
a
Monodelphis
a
b
Metachirus
a
b
Philander

Plate I: Calcanei, dorsal surface with separate joint pattern (a, b) of Australian (upper row) and American (lower row) marsupials; not to scale, greatest length in mm [brackets]; R = right bone, L = left bone; all specimens preserved in FMNH: *Macropus stigmaticus* (60884R) [25.8]; *Echymipera* sp. (60701R) [14.8]; *Potorous tridactylus* (57805R) [14.4]; *Chironectes minimus* (60576R) [12.9]; *Monodelphis palliolatus* (22178L) [4.6]; *Metachirus nudicaudatus* (70988R) [8.4]; *Philander opossum* (60576R) [8.3].

Didelphidae (26 specimens)

Astragalus (Plate II): S
Calcaneus (Plate I): S

Remarks: In his legend for *Philander opossum*, Szalay (1982b, p. 180, Fig. 2) described the facet labelled "f" as a "distally extended medial cuboid facet extension, sharply angled from distal calcaneocuboid facet, diagnostic of Didelphidae, sensu stricto." It might be assumed that "Didelphidae sensu stricto" implies Didelphinae but Szalay's use of the family rank term is consistent, often as the equivalent of Didelphoidea. In any case, the described and figured calcaneal facet extension is present in all 11 specimens of *Didelphis* examined, the 3 of the didelphid *Philander opossum* and in one *Lutreolina*. It is absent in the 7 specimens of the didelphid *Chironectes minimus* at hand. All other didelphoids examined lack the facet as described but its presence is noted in the calcaneus of the Australian *Phalanger orientalis* (FMNH 60402) (Plate V).

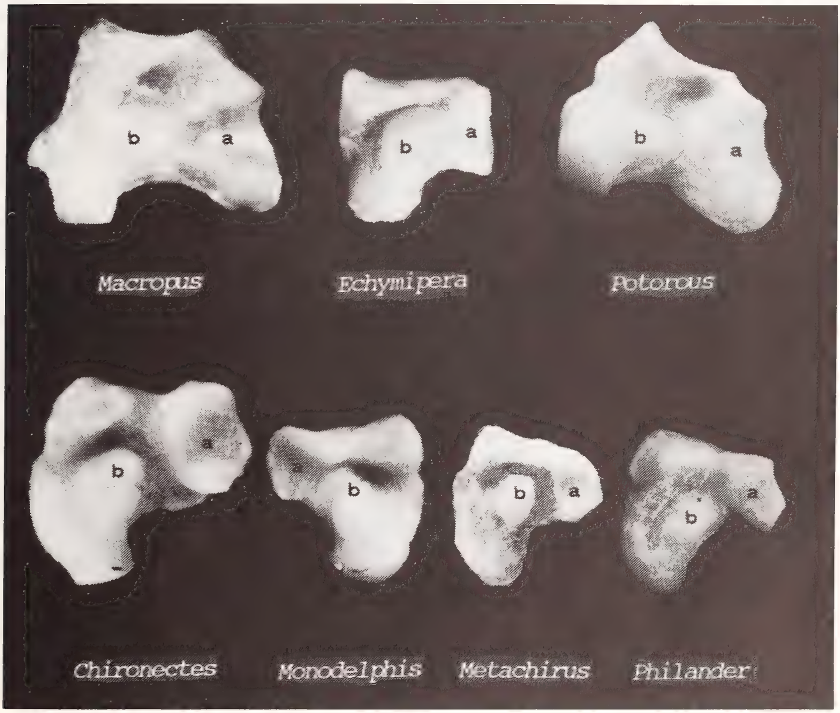


Plate II: Astragali, plantar surface with separate joint pattern (a, b) of Australian (upper row) and American (lower row) marsupials; not to scale, greatest length in mm [brackets]; R = right bone, L = left bone; all specimens preserved in FMNH: *Macropus stigmaticus* (60884R) [14.8]; *Echymipera* sp. (60701R) [6.3]; *Potorous tridactylus* (57805R) [8.3]; *Chironectes minimus* (60576R) [6.7]; *Monodelphis palliolatus* (22178L) [2.6]; *Metachirus nudicaudatus* (70988R) [5.1]; *Philander opossum* (60501R) [5.5].

Caenolestidae (3 specimens)

Astragalus (Plate IV): S

Calcaneus (Plate III): Strongly S in *Caenolestes fuliginosus* and *Lestoros inca*, intermediate between S and C in *Rhyncholestes rhaphanurus*.

Remarks: The astragalus with sharply angled proximal border narrower than long, differs markedly from that of all other marsupials examined. Significance of the character, however, cannot be properly assessed where samples are few and in-

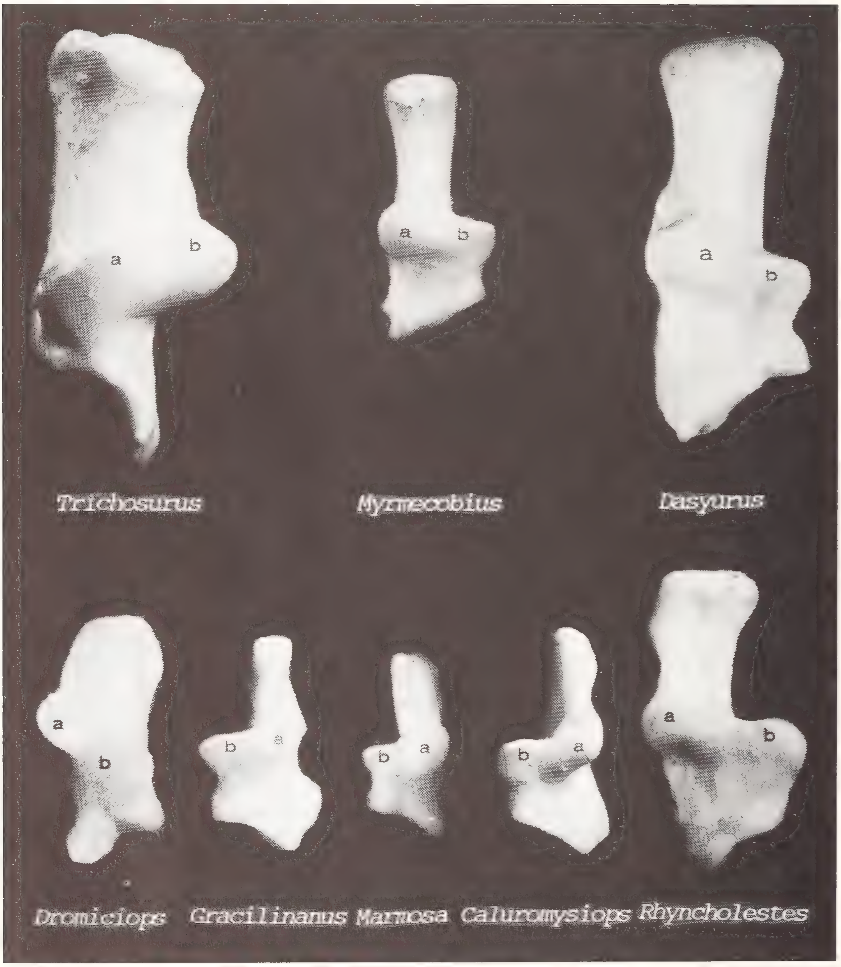

a
b
Trichosurus
a
b
Myrmecobius
a
b
Dasyurus
a
b
Dromiciops
b
a
Gracilinanus
b
a
Marmosa
b
a
Caluromysiops
a
b
Rhyncholestes

Plate III: Calcanei, dorsal surface with continuous joint pattern (a, b) of Australian (upper row) and American (lower row) marsupials; not to scale, greatest length in mm [brackets]; R = right bone, L = left bone; all specimens preserved in FMNH: *Trichosurus vulpecula* (57174L) [17.6]; *Myrmecobius fasciatus* (35259R) [10.8]; *Dasyurus viverrinus* (57209R) [16.0]; *Dromiciops gliroides* (129804R) [3.1]; *Gracilinanus marica* (18107L) [2.6]; *Marmosa robinsoni* (121547L) [3.5]; *Caluromysiops irrupta* (121572L) [8.3]; *Rhyncholestes raphanurus* (22423R) [3.7].

dividual variability great. *Lestoros inca* Thomas includes *Caenolestes gracilis* Bublitz as a synonym.

Microbiotheriidae (7 specimens)

Astragalus (Plate IV): C in all *Dromiciops gliroides*

Calcaneus (Plate III): C with one sample intermediate between S and C, the pattern is very near that of *Gracilinanus marica* (FMNH 18907) and *Marmosa robinsoni* (FMNH 121547) both labelled C in Table 1.

Remarks: The pattern of all ankle joint bones of *Dromiciops* is essentially didelphoid. In most, the sustenacular facet of the calcaneus is larger than the coalesced opposite facet. In all other American marsupials, this facet is smaller or about equal in bulk to the other one. The size appraisal however is rough and where the C facet appears twisted, may be misleading.

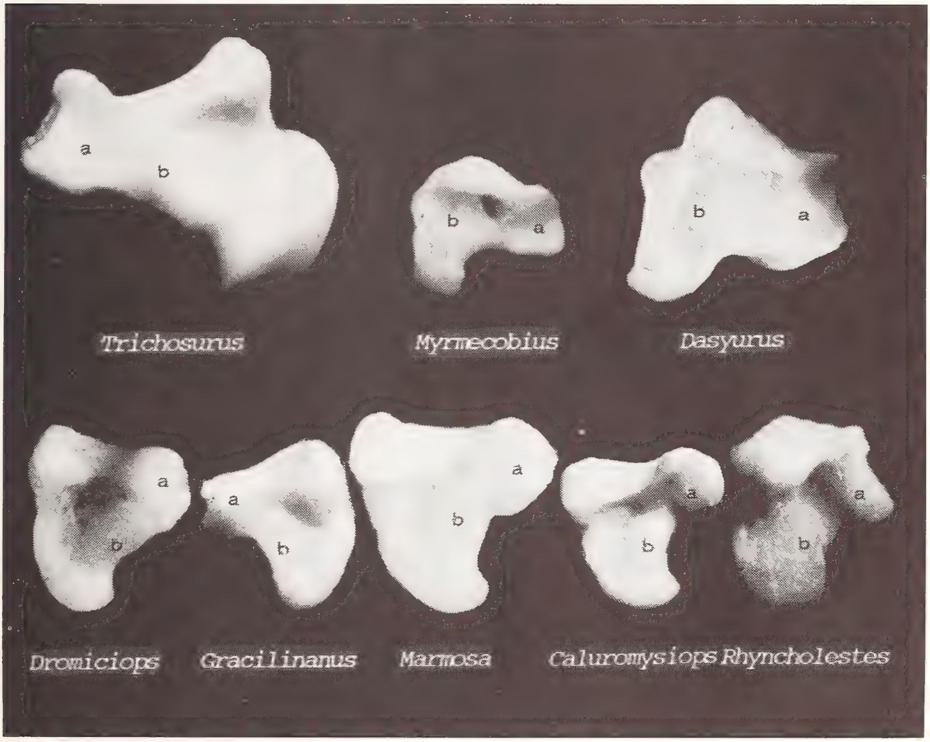


Plate IV: Astragali, plantar surface with continuous joint pattern (a, b) of Australian (upper row) and American (lower row) marsupials with continuous and separate patterns; not to scale, greatest length in mm [brackets]; R = right bone, L = left bone; all specimens preserved in FMNH: *Trichosurus vulpecula* (57174L) [11.7]; *Myrmecobius fasciatus* (35259R) [6.6]; *Dasyurus viverrinus* (57209R) [8.7]; *Dromiciops gliroides* (129804R) [2.4]; *Gracilinanus marica* (18907L) [2.0]; with separate joint pattern: *Marmosa robinsoni* (121547R) [2.7]; *Caluromysiops irrupta* (121522R) [5.9]; *Rhyncholestes raphanurus* (22423R) [2.6].

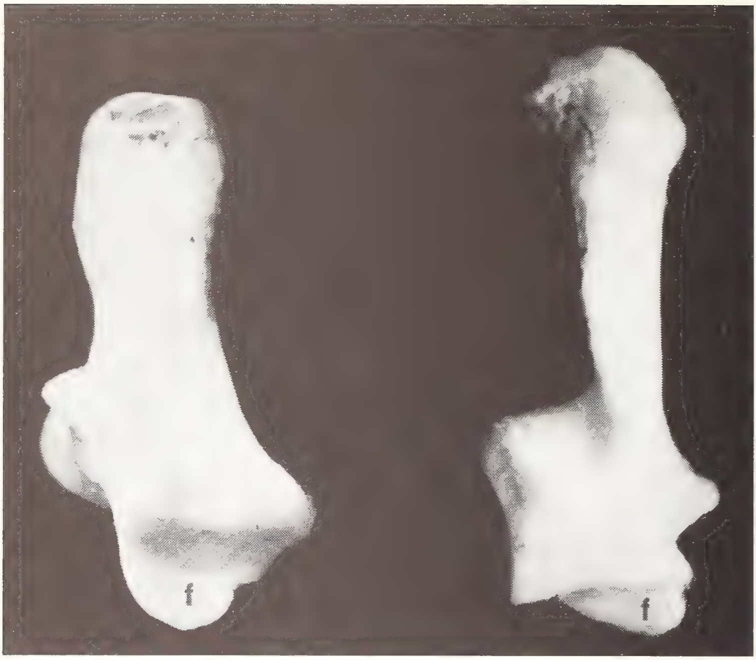


Plate V: Calcanei, not to scale, greatest length in mm [brackets]; right calcaneus of *Didelphis virginiana* (FMNH 108696) [12.8] and right calcaneus of *Phalanger orientalis* (FMNH 60402) [17.9]; f = medial cuboid facet extension.

Taxonomic and locomotor significance of ankle bone articular patterns

Confutation of ankle joint bone patterns as criteria for separation between Szalay's concept of Ameridelphia and Australidelphia does not invalidate those patterns as taxonomic states of lower hierarchies of marsupials. Both patterns, it is shown (Table 1), occur among Australian marsupials. The S pattern present in astragalus and calcaneus of the Peramelidae and Macropodidae supports separation of those two Australian families from others where the C pattern prevails. Modifications of the pattern of each bone within each family group may also prove distinctive at subfamily or generic levels.

The virtually consistent presence of pattern C in the calcaneus of the American Marmosinae distinguishes that taxon from nearly all other marmosids. The same may be said for the peculiar Lestodelphyinae (1 species) also with a C calcaneal pattern but differing most notably by its short, incrassate, nonprehensile tail, and complete tympanic bulla. The Caluromyidae depart widely from the Didelphidae with its C pattern calcaneus combined with a suite of distinctive non-tarsal characters including distinct karyotype and retention of the cloaca (eliminated in Didelphidae). Persistence of the primitive S or intermediate pattern in calcanei and S pattern in astragali of the otherwise grossly different *Thylamys*, *Metachirus* and *Monodelphis*, does not reflect on the taxonomic disassociation of one from the other, and each from the Marmosinae. Their respective characters are given elsewhere (Hershkovitz, in press).

A spot check among eutherians of at least one representative of each living order and most major subdivisions, all in the Field Museum osteological collections, reveals basic similarities of the articular patterns of astragalus and calcaneus. In nearly all samples, the patterns are separate as described for marsupials irrespective of the morphological diversity of individual foot bones and taxa. The continuous pattern was found only in two fruit bats of the suborder Megachiroptera (Order Chiroptera), one *Pteropus giganteus* (FMNH 57666), the other *Eidolon helvum* (FMNH 42379). The S pattern persistent in all orders, appears to be a mammalian plesiomorphy. Not enough specimens were examined, however, to assure that the continuous pattern is confined to certain marsupials and some fruit bats of the suborder Megachiroptera.

Ankle bone joint patterns appear to be independent of any particular locomotor form, type or gait. The absence of correlation may be a factor of the immobility of the articulation between astragalus and calcaneus, gross morphological differences between bones from individual to order, ubiquity of the primitive S pattern, and evidence of intergradation between it and the derived C pattern. As an example, the similarity between the S patterns of the American didelphid *Didelphis* and Australian peramelid *Echymipera* (Plate VI), stands in sharp relief to gross differences in their respective metatarsals, digits, and locomotor forms.

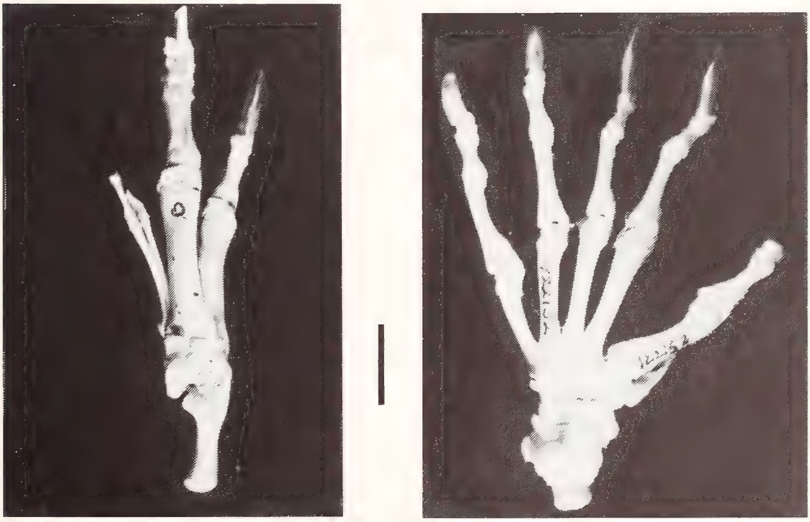


Plate VI: Right foot skeleton of Australian *Isoodon obesulus* (Peramelidae, FMNH 98900), and left foot skeleton of American *Didelphis virginiana* (Didelphidae, FMNH 122152); ankle bone joint patterns are similarly "separate" in both species (Table 1); about natural size; black bar = 1 cm.

Microbiotheriidae: Characterizations and Wagner trees

The genus *Dromiciops* Thomas with its only known species, the extant *D. gliroides* Thomas, is marked by a number of characters shared with no other living marsupial, and insofar as known with certainty, with no extinct marsupial save those of the genus *Microbiotherium* Ameghino as typified by the Miocene *M. patagonicum* Ameghino. The family Microbiotheriidae, treated at the time as didelphoid, had been systematically reviewed by Marshall (1982). He included a detailed life history of *Dromiciops gliroides* compiled from published sources, chiefly Mann (1955; 1958, but see also Mann 1978, and B. D. Patterson & Rogers, in press). Marshall's otherwise excellent and detailed account is devoid of any verifiable characters unique to *Dromiciops.*

A check of the 54 Wagner tree traits for 72 living and extinct American and Australian marsupial species analyzed by Kirsch & Archer (1982, p. 596) reveals none by which *Dromiciops australis* (now *D. gliroides*) may be distinguished from the others. Excepted may be character 49 "Otic region I" erroneously scored as 0 for *Dromiciops* but which should have been the number 3 misplaced in the adjacent *Notoryctes typhlops* column. The character described is an enlarged bulla composed of alisphenoid, petrous and mastoid bones, a character shared by *Dasyuroides* and other Australian marsupials.

Scrutiny of the 45 Wagner tree characters for 33 species of living and fossil American marsupials examined by Reig et al. (1987, p. 15) reveals four scored for *Dromiciops* only. These are character 28, which refers to the large complete bulla which is shared as noted above; character 32, "pars mastoidea expanded," is shared with Australian forms; character 34, scored "1" for *Dromiciops* reads "antigens as shared by all didelphoids . . . except *Ancestor*" (Reig et al. 1987, p. 14), is presumably correct if "*Ancestor*" is a lapsus for *Dromiciops,* but the unverified distinction is one of degree; character 38 refers to absence of a median vaginal septum as unique for *Dromiciops.* The source given for the information is Mann (1955; 1958) who described and figured the median vagina.

A few outstanding characters unique to *Dromiciops* are described under the next heading.

Some symplesiomorphic and autapomorphic characters of *Dromiciops* (Microbiotheriidae)

The living *Dromiciops gliroides* (Plates VII, VIII) is the summation of all known of its phylogeny. It appears to have evolved independently from a metatherian stock not necessarily the same and likely a predecessor of a stock that presumably gave rise to all other known marsupials. Its origin must have been at a stage before certain archaic characters seen only in *Dromiciops* had disappeared, were in the course of disappearing or had been suppressed in the nearest ancestry of the other known marsupials. Those characters are among the deeply rooted autapomorphies that absolutely and decisively separate the Chilean "monito del monte" from all other marsupials, American and Australian. Any one of those cranial, dental, urogenital, and serological characters described below invalidates the postulate that a *Dromiciops*-like morphotype may be ancestral to Australian marsupials.

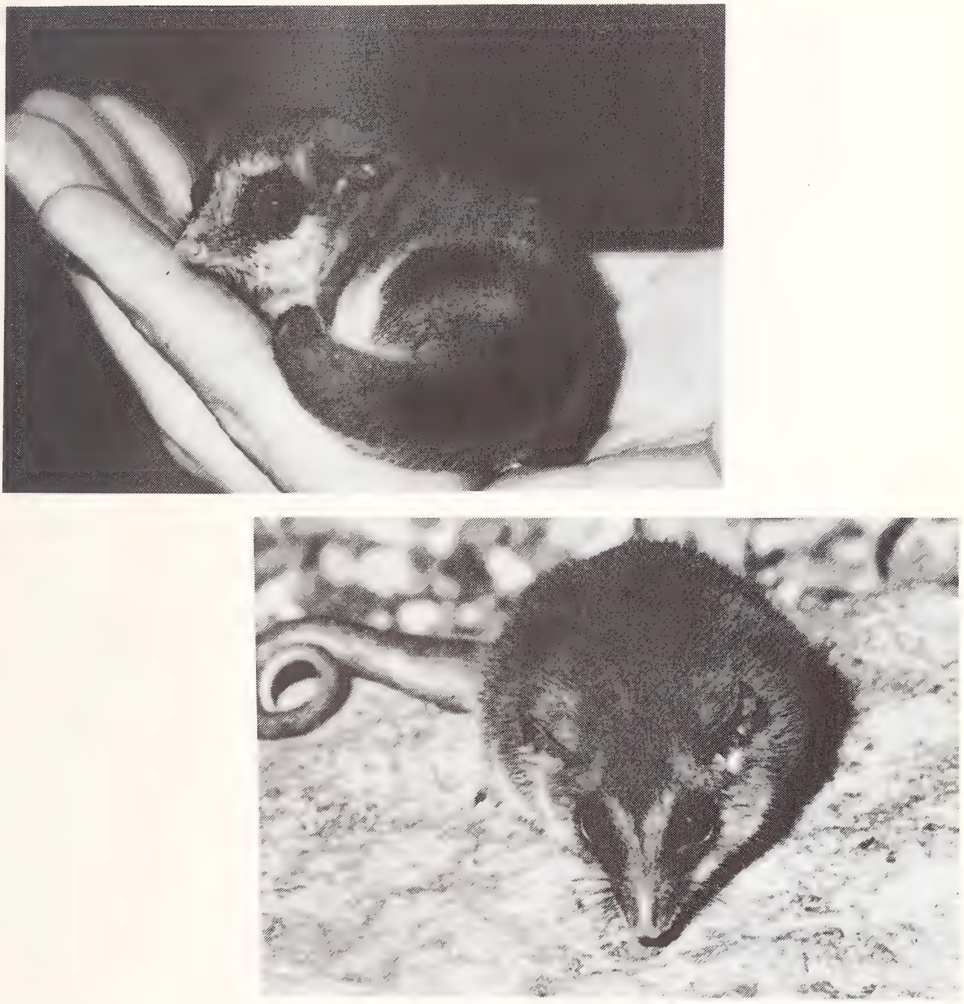


Plate VII: *Dromiciops gliroides*, natural size; note incrassate prehensile tail in lower photograph. Animal captured in Chile by Dr. Bruce Patterson and donated to the Chicago Zoological Society. Photographs by Mike Greer, courtesy of the Chicago Zoological Society.

(a) Entotympanic component of auditory bulla (Plates VIII, IX)

The large, globular bulla of *Dromiciops* is composed of the tympanic wing of the alisphenoid, the tympanic wing of the petrous bone, greatly pneumatized mastoid bone with paraoccipital or mastoidal process absorbed, a narrow lamina of the basisphenoid, and a ventromedial bone between alisphenoid and petrous wings, identified as an entotympanic bone, an element not present in any other marsupial. The bone is wide-spread among eutherians.

Van der Klaauw (1931, p. 267) had already suggested that a part of the tympanic process of the petrous bone in the Miocene *Microbiotherium tehuelchum* figured by Sinclair (1906, p. 410, Pl. 62, Figure 7) might be an entotympanic.

Segall (1969, p. 489, Figure 1) noted the similarities between the auditory bullae of Sinclair's *M. tehuelchum* and *Dromiciops gliroides* (his *D. australis*) and identified an entotympanic bone in both. His figure of the *Dromiciops* bulla, however, includes the inflated tympanic wing of the petrous with the entotympanic although the illustration clearly shows sutural separation between the two bones. According to Patterson (1965, p. 7) who may have examined the same specimens at an earlier date, Segall's entotympanic is the petrous and the true petrous is the mastoid, a sequential association which makes for an anatomical anomaly. The bone labelled "pars petrosa" in the bulla of *Dromiciops* by Reig et al. (1987, p. 48, Figure 45) is the entotympanic; lateral to it and barely indicated is the ventral process of the pars petrosa. The supposed entotympanic reported in certain dasyuroids (cf. Carlsson 1926) fits Patterson's description in being either petrous or mastoid elements of the inflated bulla.

Among eutherians, Van der Klaauw (1929) described two entotympanic bones in the auditory bulla of the insectivore-like Macroscelididae (Macroscelidea), one rostral and the other caudal, both independent of the petrous bone. Judged by orientation and relationship to other bullar parts, neither appears to be homologous with the *Dromiciops* entotympanic. A study of the auditory bulla of the tree shrew *Tupaia glis* led Spatz (1966, pp. 45, 48) to conclude that "all fusions of the entotympanicum with other elements of the skull are regarded as secondary. It is suggested that the entotympanicum (and also the cartilage of the auditory tube) is a new acquisition of mammals with no genetic relation to any other structures."

The foregoing suggests that the *Dromiciops* entotympanic may be (a) the homologue of a developmental stage of the independent tupaiid entotympanic; (b) a pneumatized derivative of the pars petrosa; (c) more or less like either of the two macroscelidid entotympanics; (d) an adventitious element which, in the evolving marsupial tripartite auditory bulla, filled the midventral and medial gaps before they might otherwise have been closed by junction of alisphenoid and petrous bones, as occurred in other marsupials.

In addition to the above taxa, Van der Klaauw (1931, p. 266) commented on those reported present in tupaiids (Scandentia), fruit bats (Megachiroptera) and microbats (Microchiroptera), pangolin (Pholidota), edentates including armadillos, anteaters, tree and extinct ground sloths (Xenarthra), all families of Carnivora, seals (Pinnipedia), manatees (Sirenia), tapirs and rhinoceroses (Perissodactyla), and hyrax (Hyracoidea). Van der Klaauw questioned reports of an entotympanic bone in marsupials other than in *Microbiotherium*.

Whatever the homology of the *Dromiciops* entotympanic, it exists as a bone suturally distinct from alisphenoid, petrous and basisphenoid bones in all 47 *Dromiciops* skulls examined. It may well be a hyperinflated cell of the petrous, as is the mastoid, but both bones are distinct entities in *Dromiciops* as is the mastoid alone in all marsupials. An entotympanic occurs in no other marsupial, and with the form and orientation as in *Dromiciops*, in no other mammal.

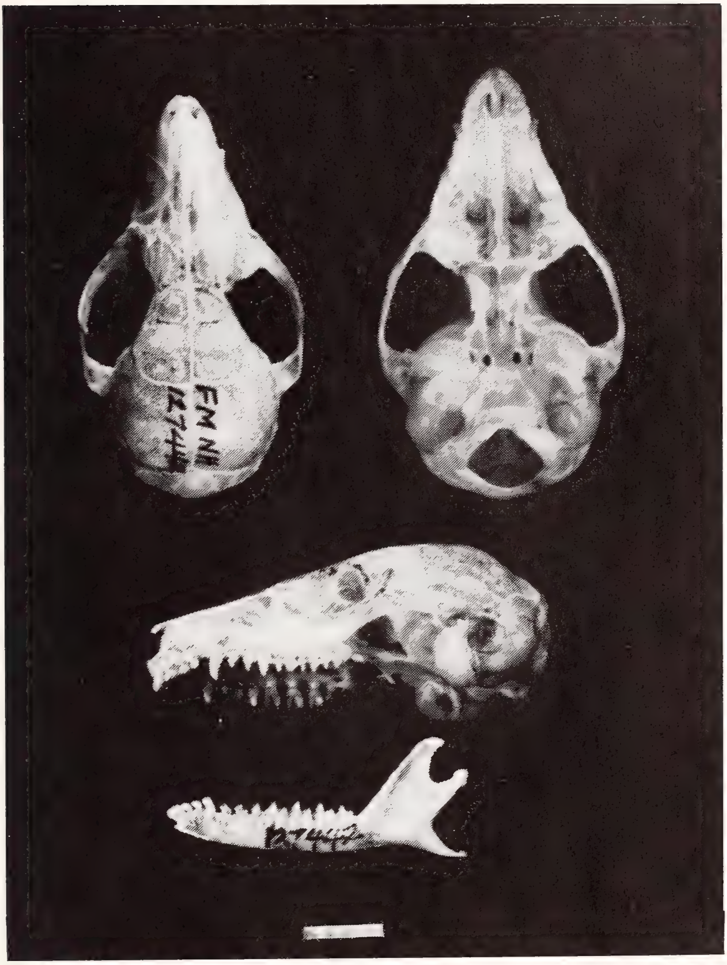


Plate VIII: *Dromiciops gliroides* skull (FMNH 127442); dorsal, ventral, left lateral tilted, and left mandible; bar = 2 cm.

(b) Sagittal crest of the mesopterygoid fossa (Plates VIII, IX)

A prolongation of the nasal septum or vomer extends through the mesopterygoid fossa as a low sagittal crest of the presphenoid and forepart of the basisphenoid in *Dromiciops*, and in no other marsupial.

The sagittally keeled mesopterygoid fossa present only in *Dromiciops* among marsupials is widely distributed among eutherians. It has been seen in the holotype of the plesiadapiform *Plesiadapis tricuspidens* (personal observation). It is figured in the basicranium of the related early Eocene *Ignacius grabullianus* by Kay et al. (1990). Kay & Cartmill (1977, p. 34, Figure 4) described the feature in the Paleocene *Palaechthon nasimienti* as "a midventral ridge or keel, with extends back from the vomer along the entire length of the basicranium becoming more pronounced

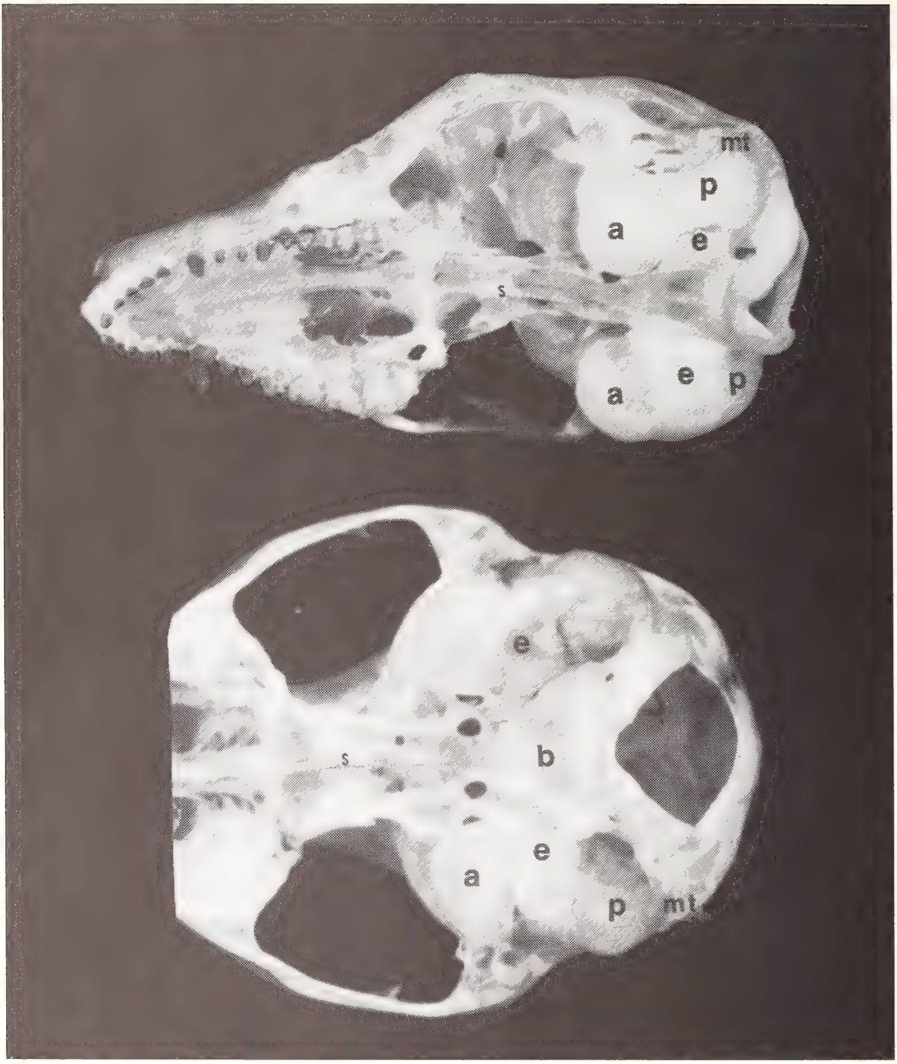


Plate IX: *Dromiciops gliroides*; basicranium tilted (FMNH 129804, x 3.34) and prone (FMNH 127449, x 4) showing sagittal crest of mesopterygoid fossa, and auditory bulla: a, alisphenoid; b, basioccipital; e, entotympanic; mt, mastoid; p, petrous; s, sagittal crest of mesoterygoid fossa.

posteriorly." They added, "We have seen nothing much like this in any other mammals [sic], fossil or extant, and therefore cannot offer any testable hypothesis concerning its significance."

A spot check of skulls of all major categories of living eutherians and representatives of most of their families in the Field Museum collection reveals the mesopterygoidal sagittal crest as common in the strepsirhine *Galago* (Primates),

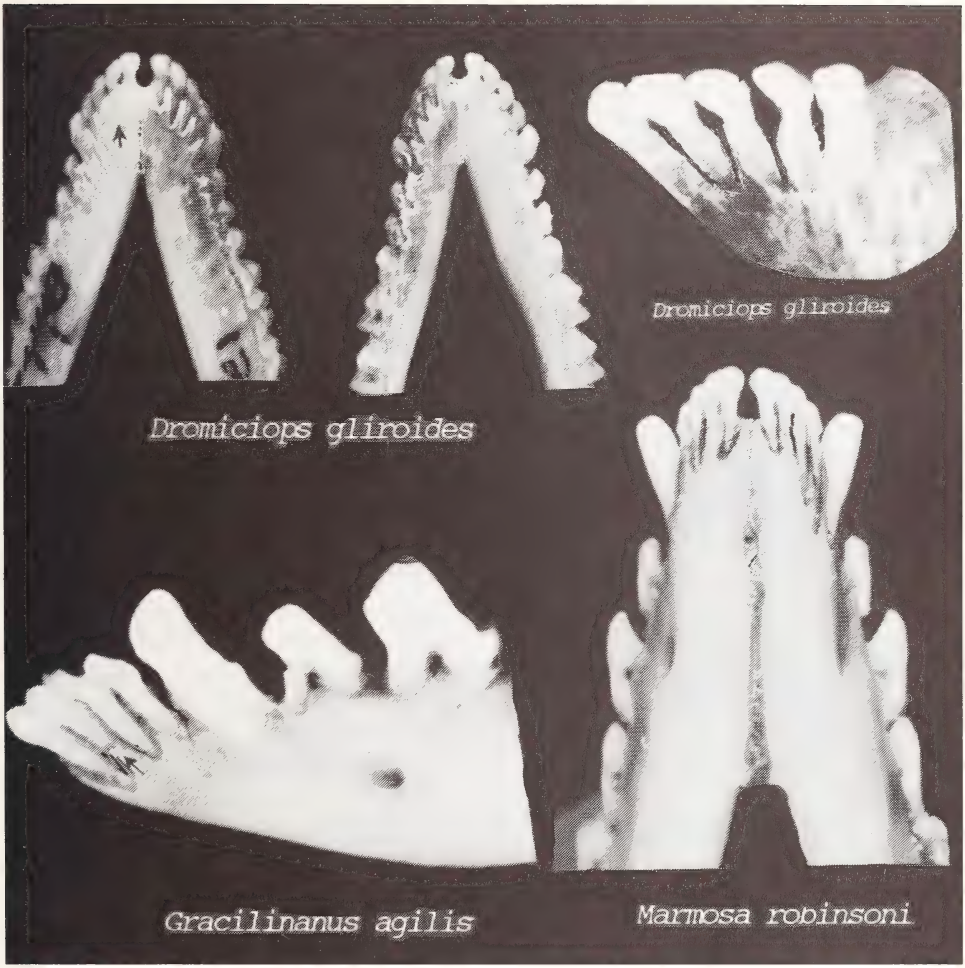


Plate X: Short symphysis menti in *Dromiciops gliroides*, buccal and lingual aspects (FMNH 127448); long in *Marmosa robinsoni*, buccal aspect (USNM 280869); non-staggered i3 (arrow) in *Dromiciops gliroides*, left lateral aspect (FMNH 127440); staggered i3 and buttress (arrow) in *Gracilinanus agilis*, left lateral aspect (FMNH 114663).

variable among lorises (Lorisidae, Primates), tree shrews (Tupaiidae, Scandentia), megabats (Megachiroptera), certain families of microbats (Microchiroptera), flying lemurs (Dermoptera), some Mustelidae, Procyonidae, and Viverridae among the Carnivora, in some deer, sheep, camels, swine, and some antelopes among the Artiodactyla, and in the rhinoceros of the Perissodactyla; it is present in manatees (Sirenia) and hyraxes (Hyracoidea), absent in whales, rodents, and no doubt others.

(c) Symphysis menti (Plate X)

The incisive arch of *Dromiciops* is rounded, the mandibular symphysis shallow and extends back to a line between i_{4-5}, sometimes between i_5-c. In all other marsupials examined, the arch and symphysis are angular the latter terminating behind at a line between lower canine and premolars or an equivalent point in the diastema. In eutherians, the symphysis also extends back to a line between lower canine and premolars but the comparison is academic. Dental formulae and diastemata of eutherians and marsupials are different with dental points of reference not strictly comparable.

Of the four mandibles of *Microbiotherium* from the Patagonian Santa Cruz (Miocene) formation, described and figured by Sinclair (1906) the symphysis is complete only in *M. tortor* (Sinclair 1906, p. 313, Plate 62, Figures 2, 2a). It agrees with that of *Dromiciops* but "terminates inferiorly in a prominent tubercle." The right mandible of *M. tehuelchum* (Sinclair 1906, p. 363, Figures 4, 4a) with nearly complete symphysis lacks the tubercle. Apart from the prominent tubercle of the left mandible of *M. tortor* Ameghino, most if not all differences between the fragmentary mandibles of *M. gallegosense* Sinclair, *M. tehuelchum* Ameghino, and *M. patagonicum* Ameghino as described by Sinclair, may be individual variables.

No postsymphyseal tubercle occurs in any of the 47 pairs of *Dromiciops* mandibles in the FMNH collection. However, in a new species of the didelphoid *Gracilinanus* (FMNH 89991), the left mandible is similar to that of *Microbiotherium tortor* even to the post-symphysial tubercle. The right mandible lacks the tubercle. In the case of the left it is obvious that the tubercle is a mended fracture that had extended across the ramus between canine and first premolar. The incisors are broken to the roots, presumably a result of the same injury.

The short *Dromiciops* symphysis menti, not matched in any other living mammal, may hark back to the therian stock from which presumably the metatherian-eutherian line and the prototherian line arose.

(d) Four lower incisors evenly spaced (Plate X)

The maximum 5/4 incisor formula of marsupials including *Dromiciops* is believed to result from loss of the first lower incisor at the threshold of or prior to metatherian differentiation (Hershkovitz 1982, p. 195 et seq.).

In all living didelphoids and polyprotodont Australian marsupials, crowding of the lower incisors, a consequence of mandibular contraction, forced the numerical second lower incisor, or phylogenetic third, out of line with adjacent incisors 2 and 4. A bony upgrowth of the alveolus on the buccal side of the staggered tooth appears as a buttress. The staggered, buttressed condition is present in all Cenozoic and Cretaceous didelphoids and borhyaenoids known to me that have at least three lower incisors or their intact alveoli (Plates X, XI), (Hershkovitz 1982, and in preparation). Loss of additional lower incisors because of attenuation of the mandibular body secondarily reduces or eliminates the staggered condition.

The staggered incisor had already been noted by Sinclair (1906, p. 348, Plates XL, XLV, Figure 3) in his description of the Patagonian Santa Cruz (Miocene) *Borhyaena*. The lower incisors he remarked, "are closely crowded and the root of the second [i_3] is displaced posteriorly with reference to the median and lateral teeth, as in *Thylacinus* [Australian Thylacinidae] and the Santa Cruz [marsupial] genera in general."

Opossums of the family Microbiotheriidae possess the same derived dental formula as didelphoids but with lower canine smaller, the four lower incisors uncrowded, evenly spaced and in line (Plate X), a condition Sinclair (1906, p. 409) also noted in the Miocene Microbiotheriidae. This may well be the primitive metatherian state retained in the Microbiotheriidae but by no other marsupials. Among eutherians with two or three lower incisors, a non-staggered morphology is the rule but the adult second generation or replacement teeth are not comparable in number, placement, or ontogeny with the adult first generation teeth of marsupials.

(e) Rete testis and related characters

According to Wooley (1987, pp. 221, 226, Figure 6) the *Dromiciops* rete testis differs from that of all other marsupials in the structure of the rete, greater number of tubules, and encasement in a mediastinum.

The rete testis as described from one specimen has the appearance of an autapomorphic character complex. It is part, however, of one of the reproductive organs requiring more study. Other seemingly unique elements of the urogenital system include the sessile scrotum and possibly undivided glans penis of adult *Dromiciops* like those of unweaned pouch young marsupials.

(f) Cloaca basicaudal (Fig. 1B)

The basicaudal location of the cloaca in both sexes of *Dromiciops* is a character shared only with monotremes among mammals, and with reptiles. The trait, a legacy from the reptilian ancestry points to the greater antiquity of the microbiotheriian clade than might have been inferred on the basis of shared eutherian symplesiomorphies alone.

The cloaca is present in all mammals at least during late embryogenesis, and persists in newborn and adult stages of monotremes, most marsupials, and certain eutherians. Among the latter the precaudal type cloaca persits in *Ochotona* (Lagomorpha), the African Insectivora *Setifer*, *Microgale*, *Tenrec*, *Hemicentetes*, *Oryzoryctes* and *Potamogale*, and likely in all Tenrecidae.

A spot check of other Insectivora suggests that the precaudal cloaca is present in most if not all adults in one or another of the three intergrading evolutionary stages outlined below.

Marsupials:

1. Cloacal: Common chamber for discharges of male and female rectal and urogenital ducts.
    (a) Cloaca basicaudal:
        American: Microbiotheriidae (*Dromiciops*)
        Australian: Monotremata (Zaglossidae; Ornithorhynchidae)
    (b) Cloaca precaudal:
        American: Caenolestidae; Caluromyidae (except *Caluromysiops*); Marmosidae (except *Metachirus*, *Marmosops*, *Micoureus*)
        Australian: Dasyuridae; Peramelidae
2. Cloacal-perineal: Male urogenital and rectal ducts separated by perineum, cloaca eliminated; female ducts of same species empty into persistent cloaca.

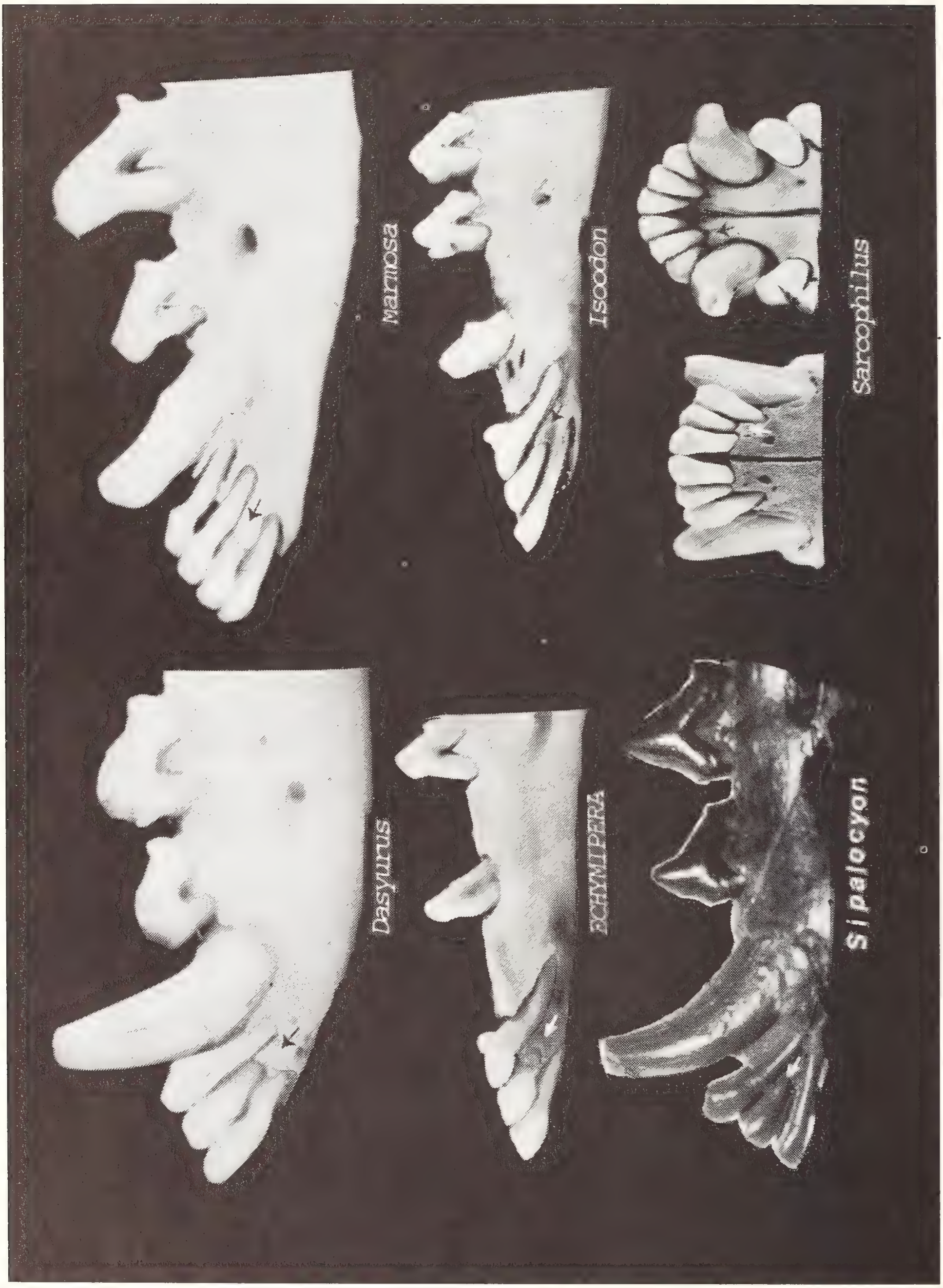

Marmosa
Isoodon
Sarcophilus
Dasyurus
ECHYMIPERA
Sipalocyon

Plate XI: Staggered i3 and buttress (arrow) left lateral aspect in *Dasyurus viverrinus* (FMNH 34718); *Marmosa robinsoni* (USNM 280872); *Echymipera* sp. (FMNH 56367); *Isoodon obesulus* (FMNH 60949); *Sypalocyon gracilis* (Borhyaenidae) cast of Miocene fossil (PU153373); *Sarcophilus harrisii*, buccal and lingual aspects (FMNH 57801).

American: Marmosidae (*Metachirus*, *Marmosops*, *Micoureus*);
Caluromyidae (*Caluromysiops* only)
Australian: Phalangeridae; Macropodidae (*Dendrolagus*)

3. Perineal (non-cloacal): Mouth of rectal and urogenital ducts of both sexes completely separated by perineum, occasional individual exceptions or integrades between stages 2 and 3 may occur.
American: Didelphidae
Australian: Macropodidae; Phalangeridae.

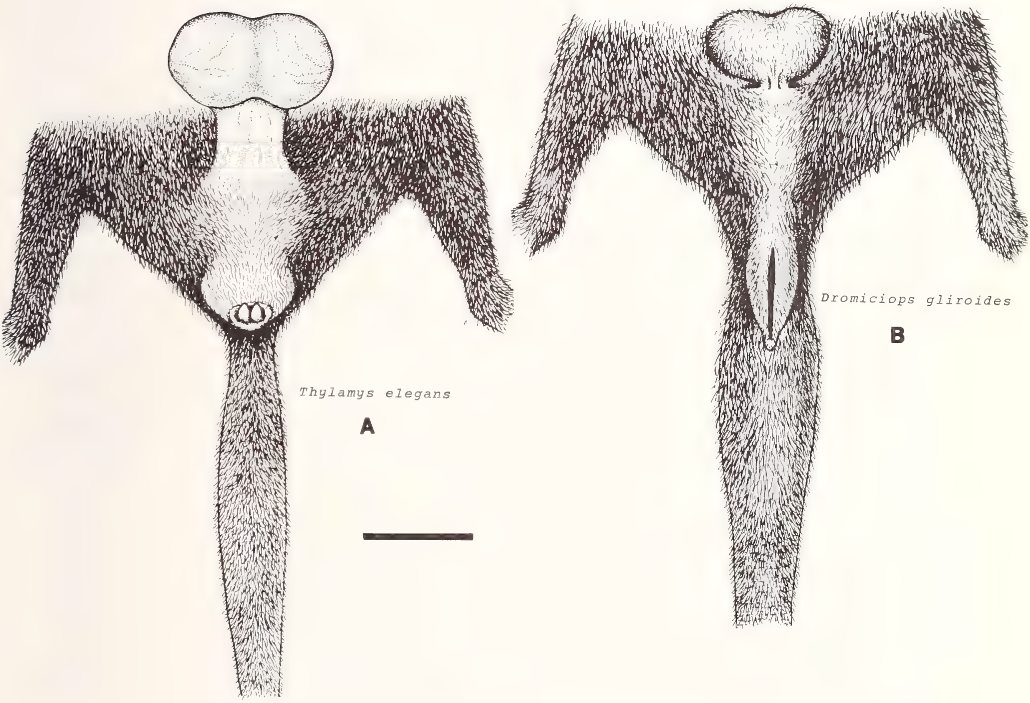


Fig. 1: A: Precaudal location of the cloaca of incrassate tailed *Thylamys elegans*, bifid glans penis partially everted. B: Basicaudal location of the cloaca of *Dromiciops gliroides* on incrassate tail. Scrotum of each species raised to show attachment. Bar = 3 cm.

(g) Serology

The first, and so far only, comprehensive serological tests of marsupial interrelationships are by Kirsch (1977). His techniques of antisera prepared in marsupials were used for comparison of about 100 species representing all major supergeneric marsupial categories. His (1977, p. 1) most comprehensive grouping “contrasts the

Australian forms with two equally distinct American groups, the Didelphidae and Caenolestidae. However, *Dromiciops* probably represents a third American family, the otherwise extinct Microbiotheriidae, which is closer to Didelphidae." Notwithstanding his assertions of a closer relationship between *Dromiciops* and didelphids than with caenolestids and Australian marsupials the serological results deny the bias. As determined by Kirsch (1977, p. 95) *Dromiciops* consistently reacts as a taxon distinct from the didelphids, and in fact, seems very little more like them than do the Australian or caenolestid marsupials. Nonetheless, because of his adherence to what may now be regarded as obsolete concepts of marsupial interrelationships, Kirsch (1977, p. 111) treats the Microbiotheriidae as a family coordinate with the Didelphidae within the superfamily Didelphoidea.

The serological distance between *Dromiciops* and other marsupials shown by Kirsch are differences of degree and not necessarily autapomorphic. Nevertheless, the possibility of absolute serological separation cannot be ruled out and may even be demonstrated in future assays with more or other material and advanced techniques. Kirsch (1977, p. 95) adverts that only a single sample of *Dromiciops*, a female, was available for study.

Marsupial evolution: Sequence of major events leading to living forms

Data accumulated in the preparation of this report together with other information provide the basis for a time scale perspective of the major events, or phylogenetic markers, in the differentiation of microbiotheriids, didelphoids, and dasyuroids. The markers appeared, disappeared, or persisted through the following stages.

I. Differentiation of nearest marsupial ancestor from transitional therian to prometatherian grade; stock characterized by retention of epipubic bones; viviparity; double vagina; undivided glans penis; basicaudal cloaca; digits unguiculate; presumed karyotype, $2n = 14$; dental formula i $\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}$, pm $\frac{1,\ 2,\ 3}{1,\ 2,\ 3}$, m $\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}$; molars tritubercular, euthemorphic.

II. Mandible contracted; first alveolar space with i_1 lost; differentiation of subclass Marsupialia or Metatheria with incisor formula $\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}$.

III. Muzzle foreshortened, m1 lost in adult, molar formula, $\frac{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}$, hallux inunguiculate, opposable or reduced.

IV. Symphysis menti rounded; entotympanic bone present; cloaca basicaudal; rise of North American cohort MICROBIOTHERIOMORPHIA; pouch and hallucial opposability later developments.

V. Independent (not dichotomous) origin of nearest anonymous didelphimorph ancestor; symphysis menti elongate, angular; entotympanic bone absent; cloaca precaudal.

VI. Continued contraction of incisor field with i_3 and alveolus crowded into staggered position; residual prototherian-metatherian-eutherian characters suppressed or lost; differentiation of cohort DIDELPHIMORPHIA with entotympanic bone absent; hallux reduced or opposable.

VII. Incisor formula $\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5}$; molars tritubercular, euthemorphic with dilambdomorphic derived; glans penis undivided with bifurcation derived; pouch present or not; differentiation of order DIDELPHOIDEA; radiation with continued loss of incisors (cf. Marshall et al. 1990, p. 46 for dental formulae).

VIII. Differentiation of Australian order Dasyuroidea from colonizing American didelphimorphs; hallux reduced; i_5 lost, lower incisor formula (1), 2, 3, 4, (5); molars dilambdomorphic, tritubercular, the quadritubercular derived; modifications of primitive diploid chromosome number by fission or fusion; radiation with modifications of urogenital system and cloaca, sequential loss of incisors 3, 4, after loss of i^5.

IX. Epididymal pairing of spermatozoa in American DIDELPHIMORPHIA; karyotypes, 2n = 14, 18, 22; persistence of incisor formula $\frac{1, 2, 3, 4, 5}{(1), 2, 3, 4, 5}$; precaudal cloaca persistent, modified, or eliminated (see p. 203 above); caudal prehensility and opposability of hallux derived.

X. Differentiation of order PAUCITUBERCULATA; karyotype, 2n = 14; precaudal cloaca unmodified; pouch absent; inunguiculate pollex derived; tail non-prehensile, hallux non-opposable; phylogenetic dental formula: $i\,\frac{1, 2, 3, 4, (5)}{(1), 2, 3, 4, 5}$, $c\,\frac{1}{1}$, $pm\,\frac{1, 2, 3}{(1), 2, 3}$, $m\,\frac{(1), 2, 3, 4, 5}{(1), 2, 3, 4, 5}$; molars euthemorphic, m^{1-2} quadritubercular, m^{3-4} tritubercular.

Duration of each event is relative but measured in millions of years and with extensive time, stage, and character overlaps. Cohort Microbiotheriomorphia with its particular residuum of prototherian and metatherian-eutherian grade characters must have arisen earlier than the Didelphimorphia, possibly in middle Jurassic, either in South America or North America. The autapomorphic staggered i_3 of didelphimorphs was already present in late early Cretaceous (Hershkovitz 1982) and introduced into Australia by one or more adventurous didelphoids via the Antarctic bridge, perhaps during late Cretaceous. Richardson's (1987, p. 73) suggestion that microbiotherioids were already there as part of an older Australian fauna is conceivable. Absence of a fossil record or living Australian descendants makes the hypothesis appear unlikely.

The unique didelphimorph paired spermatozoan system derived from the common single system appeared in American didelphoids after colonization of Australia where it does not occur. Caenolestoids with both staggered i_3 and paired epididymal spermatozoa either branched off later, or less likely, evolved the paired system independently from an earlier didelphimorph ancestor. In any case, according to Roger (1982), who examined 10 specimens, *Caenolestes obscurus* may be unique in the shape and presumed secretory function of its distal ductus deferens.

The marsupial pouch, present only in the monotreme echidna, and marsupials including *Dromiciops*, among mammals, evolved independently and differently in all major categories from the pouchless condition still preserved in most didelphoids, all caenolestoids and a few dasyuromorphs. The genetic potential for pouch development in marsupials, and monotremes (Zaglossidae) was probably inherited from preprototherian grade stock which presumably may have included temporarily pouched, quasi-pouched, incipiently or potentially pouched or absolutely pouchless species. Only the last type could feature in eutherian ancestry.

The hallux of the stock from which metatherians and eutherians diverged must have been unguiculate. The digit in living marsupials, however, retains neither claw nor nail. The hallux became opposable in didelphoids and microbiotheriids, reduced, vestigial or absent in all other marsupials.

The basic 14 diploid number of chromosomes, as in *Dromiciops*, was inherited by dasyuromorphs from their didelphoid progenitors and is the same basis from which all other chromosomal complements of American or Australian marsupials can be derived, at least initially, by fission (Hayman 1990). Findings by Sharman (1982) of chromosomal similarities, banding unknown, between *Dromiciops* and Australian *Isoodon* (Peramelidae), *Cercartetus* (Burramyidae), and *Vombatus* (Vombatidae) suggested a common ancestry "since they diverged from other marsupials." Which others is not clear but the tarsal bone joint patterns cited for support, following Szalay (1982a), are contradictory (Table 1). Other characters are discussed elsewhere (Hershkovitz, in press.).

The *Dromiciops* molars retain the early mammalian high cusped tritubercular euthemorphic crown pattern with buccal shelf narrow, stylocone (cusp B or j of authors) diminutive or hardly more than suggested. Although primitive in design no feature of the *Dromiciops* molars is peculiar to the genus. Molars of caenolestids and the didelphoid *Caluromysiops* are also euthemorphic but more molarized. Molar crown patterns of all other marsupials including *Caluromys* are dilambdomorphic with the W-shaped eocrista secondarily derived from the euthemorphic pattern (cf. Hershkovitz 1977, p. 279), buccal shelf variably developed, the stylocone absent in some.

Classification of living New World marsupials (Fig. 2)

The condensed and simplified arrangement of living New World marsupials to the genus presented below takes into account those of Simpson (1945), Aplin & Archer (1987, p. xxi), Reig et al. (1987, p. 81), and Marshall et al. (1990, p. 479), new assessments of ankle bone joint patterns, and previously ignored cranial, dental, external, and urogenital characters. Passed over are the extinct forms. In our present state of ignorance, filling gaps in knowledge of gross and comparative morphology will contribute more to a definitive classification of marsupials than any amount of serological, molecular, and abstruse methodological investigations. The ill-conceived cohorts Ameridelphia for the American marsupials less Microbiotheriidae, and Australidelphia for the Australian marsupials with the microbiotheriids are rejected. Bibliographic references to all named forms and synonyms will be found in Marshall et al. (1990) and other works cited above. For a chronological review of marsupial classifications see Marshall (1981). Cohort Didelphimorphia includes the superorder Dasyuroidea, with order Dasyuroidia Gill and other orders of Australian marsupials following Marshall et al. (1990, p. 488).

Class Mammalia Linnaeus, 1758
  Subclass Theria Parker and Haswell, 1897
    Infraclass Marsupialia Illiger, 1811 (Metatheria of authors)
      Cohort Microbiotheriomorphia Ameghino, 1887
        Order Microbiotheria Ameghino, 1887
            Family Microbiotheriidae Ameghino, 1887
              Dromiciops Thomas, 1894

Order Didelphoidia Gray, 1821
Superfamily Didelphoidea Gray, 1821
Family Marmosidae (new)
Subfamily Marmosinae Reig et al., 1985 (new rank)
Gracilinanus Gardner & Creighton, 1989
Marmosops Matschie, 1916
Marmosa Gray, 1821
Micoureus Lesson, 1842
Subfamily Thylamyinae (new)
Thylamys Gray, 1843
Subfamily Lestodelphyinae (new)
Lestodelphys Tate, 1934
Subfamily Metachirinae Reig et al., 1985 (new rank)
Metachirus Burmeister, 1854
Subfamily Monodelphinae (new)
Monodelphis Burnett, 1830
Family Caluromyidae Kirsch, 1977
Subfamily Caluromyinae Kirsch, 1977
Tribe Caluromyini (new)
Caluromys J. A. Allen, 1900
Tribe Caluromysiopsini (new)
Caluromysiops Sanborn, 1951
Family Glironiidae (new)
Glironia Thomas, 1910
Family Didelphidae Gray, 1821
Subfamily Didelphinae Gray, 1821
Philander Tiedemann, 1808
Didelphis Linnaeus, 1758
Chironectes Illiger, 1811
Lutreolina Thomas, 1910
Order Paucituberculata Ameghino, 1894
Superfamily Caenolestoidea Trouessart, 1898
Family Caenolestidae Trouessart, 1898
Subfamily Caenolestinae Trouessart, 1898
Caenolestes Thomas, 1895
Lestoros Oehser, 1934
Rhyncholestes Osgood, 1924

Conclusions

The monophyletic cohort Ameridelphia and the monophyletic cohort Australidelphia with morphotype the American *Dromiciops gliroides*, constructed by Szalay (1982a, b), stand or fall on the postulate of an absolute difference between the separate astragalar and calcaneal articular pattern of American marsupials and the continuous astragalar and calcaneal pattern of Australian marsupials. It is shown here that the tarsal bone patterns are variable, that the continuous lower ankle joint

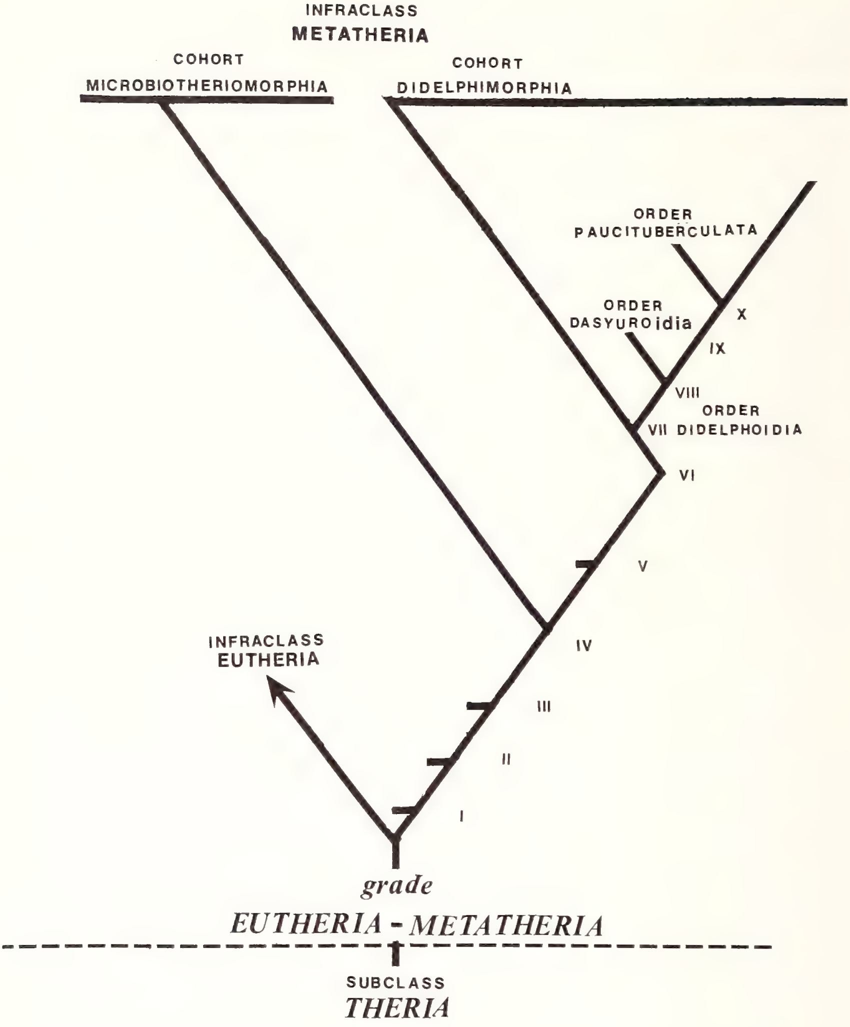

INFRACLASS
METATHERIA
COHORT
MICROBIOTHERIOMORPHIA
COHORT
DIDELPHIMORPHIA
ORDER
PAUCITUBERCULATA
ORDER
DASYUROidia
X
IX
VIII
ORDER
VII DIDELPHOIDIA
VI
V
IV
INFRACLASS
EUTHERIA
III
II
I
grade
EUTHERIA - METATHERIA
SUBCLASS
THERIA

Fig. 2: Diagram representing phylogenetic relationship of living cohorts and orders of Marsupialia (Metatheria). See page 206 for explanation of evolutionary markers I—X. Bar = 3 cm.

pattern evolved independently from the separate lower ankle joint pattern more than once, and that both patterns are present in more than a single line of both American and Australian marsupials. It is also shown that the morphology of the *Dromiciops* astragalus and calcaneus is essentially didelphoid or ameridelphian, and little different from that of the American mouse opossum *Gracilinanus marica.* Contrary to Szalay, a postulated Cretaceous or Paleocene marsupial with the distinctive characters of *Dromiciops* could no more be ancestral to modern Australian marsupials, than the relict *Dromiciops* itself. Because of its untenable base, Szalay's concept of Ameridelphia and Australidelphia is scrapped.

The relationship between American didelphoids and Australian dasyuroids is more likely a continuum but with each geographically isolated line pursuing its own course with some parts of the one in parallel with parts of the other. Australian dasyuroids can be derived from didelphoids through an early Cenozoic or late Mesozoic Patagonian founder that colonized Antarctica and spread into Australia. The founder need not have been more than a single gravid pouchless marmosid-like marsupial. The possibility of more than one founder at the same or widely separated times, however, cannot be excluded. The poor Australian early fossil record casts little light on the marsupial history of that continent.

The phylogenetic history of *Dromiciops* is clearer. Its entotympanic bone, sagittal crest of the mesopterygoid fossa, unstaggered lower incisors unique among marsupials but the rule among eutherians, its basicaudal cloaca shared with monotremes, crocodiles and turtles, and oddly short, shallow symphysis menti, attest to its independent origin before those characters were lost, suppressed, or were never present in other marsupials, and before the staggered i_3 appeared in cohort Didelphimorphia. In sum, *Dromiciops* is a highly derived opossum cast in an archaic mold, the lone survivor of the earliest known branch of metatherian stock.

Addendum

A report by Kirsch et al. (1991, p. 10465) on Australian marsupial affinities of *Dromiciops*, based on DNA hybridization experiments, appeared while the present paper was under review. In support of their argument, the authors point to ankle bone morphologies demonstrated by Szalay (1982), chromosome comparability noted by Sharman (1982), spermatozoan morphology described by Temple-Smith (1987), and discovery by Gallardo & Patterson (1987) of male-sex chromosome mosaicism in *Dromiciops* previously recorded only among Australian marsupials.

The cited characters have been reviewed here and elsewhere by Hershkovitz (in press), and dismissed as either erroneously-founded phylogenies, shared primitive, or parallelisms. Results of the DNA experimentations as interpreted by Kirsch et al., are in the same vein. Among other discrepancies, they find "a most unexpected linkage" between the highly derived polyprotodont *Dromiciops* and the highly derived diprotodont *Phalanger*, "rather than with marsupials as a whole." Their experimental DNA revelation of a grossly discordant connection between the South American shrew-like *Caenolestes* and the Australian *Echymipera* is equally disturbing. Such findings raise questions regarding the aptness or accuracy of procedures employed by Kirsch et al. (1991).

From their molecular systematics, carefree of morphology, Kirsch et al. (p. 10468) turn to biogeography with the speculation that the "*Dromiciops*-Diprotodont separation represents a late dispersal or vicariant event". The microbriotheriine dispersal, they add "would likely have been from [Australia] rather than to Australia." Available morphological evidence and biogeographical reconstructions reveal that Australian marsupials are derived from didelphoid colonizers from South America. Although microbiotheriines are not didelphoids, dasyuroids, or diprotodonts, there is no indication that they, their ancestor or putative descendents ever lived in Australia or any part of Gondwanaland before or after it broke up into Antarctica and Australia.

Acknowledgements

All specimens examined for the preparation of this report form part of the collections of the Field Museum of Natural History except a skeleton each of *Lutreolina* and *Lestodelphys* loaned by the University of Wisconsin Museum of Zoology through the kindness of Dr. Frank A. Ewen, and a number of crania of marmosids loaned by authorities of the National Museum of Natural History, Washington, D. C., through the good offices of Dr. Charles O. Handley. My appreciation is extended to Dr. Larry G. Marshall for permission to use his photograph of the cast of the lower jaw of *Sipalocyon gracilis*, the original of which is in the Peabody Museum of Princeton University, Princeton, N. J. Prints of photographs in text were made by Linda S. Dorman of the Department of Photography headed by John Weinstein. Staff artist Zorica Dabich executed figure 1. Research Associate Barbara E. Brown assisted in the collection of data and preparation of the manuscript. Special thanks are expressed to Dr. Bruce A. Brewer, Curator of Mammals and Ms. Nancy Pajeau, Image Librarian, both of the Brookfield Zoological Society, Brookfield, Illinois, for making available the photographs of the monito del monte (*Dromiciops gliroides*), shown in Plate VII.

The critical review of the manuscript by my colleague Bruce Patterson is deeply appreciated.

Literature cited

Aplin, K. P. & M. Archer (1987): Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. — In: M. Archer (Ed.): Possums and Opossums: Studies in Evolution, xv—lxxii. Surrey Beatty and Sons Pty Ltd & Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.

Carlsson, A. (1926): Über den Bau des *Dasyuroides byrnei* und seine Beziehungen zu den übrigen Dasyuridae. — Acta zool., Stockh. 7: 249—275.

Fox, R. C. (1983): Notes on the North American marsupials *Herpetotherium* and *Peradectes*. — Can. J. Sci. 20: 1565—1578.

Gallardo, M. H. & B. D. Patterson (1987): An additional 14-chromosome karyotype and sex-chromosome mosaicism in South American marsupials. — Fieldiana: Zoology, n. s. no. 39: 111—115.

Hayman, D. L. (1990): Marsupial cytogenetics. — Aust. J. Zool. 27: 339—349.

Hershkovitz, P. (1977): Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an Introduction to Primates, Volume 1. xiv + 1117 pp. — University of Chicago Press, Chicago.

Hershkovitz, P. (1982): The staggered marsupial lower third incisor (I_3). — Geobios, Mém. Spec. 6: 191—200.

Hershkovitz, P. (1992): Gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* Gardner and Creighton, 1989: A taxonomic review with rearrangement of subfamilies and genera of the Didelphoidea. — Fieldiana: Zool. (in press).

Kay, R. F. & M. Cartmill (1977): Cranial morphology and adaptations of *Palaechthon nacimienti* and other Paramomyidae (Plesiadapoidea, ?Primates), with a description of a new genus and species. — J. Human Evolution 6: 19—53.

Kay, R. F., R. W. Thorington Jr. & P. Houde (1990): Eocene plesiadapiform shows affinities with flying lemurs not primates. — Nature 345: 342—344.

Kirsch, J. A. W. (1977): The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. — Aust. J. Zool. Suppl. Ser. 52: 1—152.

Kirsch, J. A. W. & M. Archer (1982): Polythetic cladistics, or when parsimony's not enough: The relationships of carnivorous marsupials. — In: M. Archer (Ed.): Carnivorous Marsupials, 595—619. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.

Kirsch, J. A. W., A. W. Dickerman, O. A. Reig & M. S. Springer (1991): DNA hybridization evidence for the Australian affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. — Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A. 88: 10465—10469.

Klaauw, C. J. van der (1929): On the development of the tympanic region of the skull in the Macroscelididae. — Proc. zool. Soc. London: 491—559.

Klaauw, C. J. van der (1931) The auditory bulla in some fossil mammals: with a general introduction to this region of the skull. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 62: 1—352.
Mann, G. (1955): Monito del monte *Dromiciops australis* Philippi. — Investnes zool. chil. 2: 159—166.
Mann, G. (1958): Reproducción de *Dromiciops australis* (Marsupialia: Didelphydae). — Investnes zool. chil. 4: 209—213.
Mann, G. (1978): Los pequeños mamíferos de Chile. — Gayana Zoología (Universidade de Concepción), No. 40: 1—342. Concepción, Chile.
Marshall, L. G. (1981): The families and genera of Marsupialia. — Fieldiana: Geol. New Ser. No. 8: 1—65.
Marshall, L. G. (1982): Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. — Fieldiana: Geol. New Ser. No. 10: i—vi + 1—95.
Marshall, L. G. (1987): Systematics of Itaboraian (Middle Paleocene) age "opossum-like" marsupials from the limestone quarry at São José de Itaborai, Brazil. — In: M. Archer (Ed.): Possums and Opossums: Studies in Evolution, 91—160. Surrey Beatty and Sons Pty Ltd & Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
Marshall, L. G., J. A. Case & M. O. Woodburne (1990): Phylogenetic relationships of the families of marsupials. — In: H. H. Genoways (Ed.): Current Mammalogy, 433—505. New York: Plenum Press.
Patterson, B. (1965): The auditory region of the borhyaenid marsupial *Cladosictis*. — Breviora, Mus. Comp. Zool., Harvard. No. 217: 1—9.
Patterson, B. D. & M. A. Rogers (in press): *Dromiciops*, Family Microbiotheriidae. — In: A. L. Gardner (Ed.): Mammals of South America. University of Chicago Press, Chicago.
Reig, O. A., J. A. W. Kirsch & L. G. Marshall (1987): Systematic relationship of the living and neocenozoic American "opossum-like" marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of Cretaceous and Paleogene New World and European metatherians. — In: M. Archer (Ed.): Possums and Opossums: Studies in Evolution, 1—89. Surrey, Beatty and Sons Pty Ltd & Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
Richardson, B. J. (1988): A new view of the relationship of Australian and American marsupials. — Australian Mammalogy 11: 71—73.
Sharman, G. B. (1982): Karyotypic similarities between *Dromiciops australis* (Microbiotheriidae, Marsupialia) and some Australian marsupials. — In: M. Archer (Ed.): Carnivorous Marsupials, 711—714. Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 85: i—xvi + 1—350.
Sinclair, W. J. (1906): Mammalia of the Santa Cruz Beds. — In: W. B. Scott (Ed.): Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896—1899, Vol. 4, Paleontology I, Part III, pp. 333—460, pls. XL—LVIII. Princeton, N. J.
Spatz, W. B. (1966): Zur Ontogenese der Bulla Tympanica von *Tupaia glis* Diard, 1820 (Prosimiae, Tupaiiformes). — Fol. Primat. 4: 26—50.
Szalay, F. S. (1982a): A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. — In: M. Archer (Ed.): Carnivorous Marsupials, 612—640. Royal Zoological Society of New South Wales, Sidney.
Szalay, F. S. (1982b): Phylogenetic relationship of the marsupials. — Geobios, Mém. Spéc. 6: 177—190.
Temple-Smith, P. (1987): Sperm structure and marsupial phylogeny. — In: M. Archer (Ed.): Possums and Opposums: Studies in Evolution, 171—193. Surrey Beatty and Sons Pty. Ltd & Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.
Wooley, P. A. (1987): The seminiferous tubules, rete testis and efferent ducts in didelphid, caenolestid and microbiotheriid marsupials. — In M. Archer (Ed.) Possums and Opossums: Studies in Evolution, 217—223. Surrey Beatty and Sons Pty. Ltd & Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney.

P. Hershkovitz, Field Museum of Natural History, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, IL USA 60605.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 215—228	Bonn, Juli 1992

Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik[1]

Paul Leyhausen

Abstract. The use of skulls in mammalian systematics traditionally rests on linear measurements taken between two points defined by sutures, foramina etc. Researchers have also used linear measurements to calculate allometric differences in differently sized species. However, as the skull is a very complex, three-dimensional structure rarely presenting straight ridges or plane surfaces, this procedure cannot but remain unsatisfactory and is apt to lead to conclusions of doubtful validity. I therefore wanted to develop a method that would make it possible to trace three-dimensional allometric changes without undue expenditure of time, apparatus and costs. For this purpose, I photographed each skull in 5 planes: Lateral and frontal planes complete with mandible, lateral plane without mandible, dorsal and ventral plane. From these photographs I digitalized a total of 36 defined points which allow the construction of allometric curves in three planes. The resulting allometric curves provide a measure for the degree of relatedness between species. Examples are given to demonstrate the validity of the method. As a result, *Felis margarita* and *Felis thinobia* are re-established as valid separate species, and the caracal and the puma turn out to be closely related to the Golden cats and are consequently included in the genus *Profelis*.

Einleitung

Als ich vor über 50 Jahren meine vergleichenden Untersuchungen über das Verhalten verschiedener Katzenarten begann, war eines der Ziele, etwas über den stammesgeschichtlichen Werdegang komplexer Verhaltenssysteme zu erfahren. Um Verhaltensbeobachtungen hierfür auszuwerten, müssen die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der untersuchten Tiergruppe bekannt sein. Man braucht also eine gesicherte Systematik. Andererseits hatte die damals noch junge Verhaltensforschung bereits mit Erfolg auch Verhaltensmerkmale zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse verwandter Arten herangezogen (Heinroth 1910, 1930; Lorenz 1941).

Bei den Katzenartigen (Leyhausen 1950, 1963) wollten nun die Verhaltensmerkmale nicht immer zur „herkömmlichen" Katzensystematik passen. Am brauchbarsten erwies sich noch die „Classification of Existing Felidae" von Pocock (1917), am nutzlosesten ist die alle möglicherweise bedeutsamen Unterschiede nivellierende Systematik von Simpson (1945).

---

[1]) Vortrag gehalten auf der 65. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Hamburg, 23. 9. 1991. — Dem Andenken von Theodor Haltenorth gewidmet.

Da die Säugetiersammlungen der Museen hauptsächlich Felle und Schädel enthalten, beruhte die Systematik der Katzen — wie die der Säugetiere überhaupt — im wesentlichen auf der Untersuchung und Bewertung von Schädelmerkmalen. So begann auch ich meine Überprüfung mit Schädeluntersuchungen.

Seither sind andere Verfahren zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Feliden herangezogen worden (Eiweißelektrophorese, Cytogenetik, molekularbiologische und biochemische Verfahren). Diese sollen im Vergleich zu meinen eigenen Ergebnissen an anderer Stelle ausführlich behandelt werden. Hier genüge die Feststellung: Welchen Merkmalsbereich man auch wählt (Verhalten, Morphologie, Cytogenetik oder Biochemie), jedesmal erhält man eine etwas andere Systematik. Die bei den Feliden vorherrschende Mosaikverteilung der Merkmale läßt es nicht zu, eines dieser Verfahren zum alleinigen Maßstab der Verwandtschaftsbeziehungen zu erheben.

Die Schwäche vieler früherer Untersuchungen zur Katzensystematik liegt darin, daß sie von vornherein nur eine mehr oder weniger willkürlich ausgewählte, als „natürlich" angesehene Artengruppe untersuchten. Hierdurch wurden Beziehungen zu nicht untersuchten Arten oft übersehen und die innerhalb der Gruppe mißdeutet. Es war deshalb notwendig, alle Katzenarten möglichst gleichmäßig in die Untersuchung einzubeziehen.

Material und Methode

Ich untersuchte die Felidenschädel von 24 Museen und Sammlungen. Von einigen Arten (*Felis bieti*, *Oreailurus jacobitus* und *Pardofelis badia*) sind leider nur so wenige Stücke in den Sammlungen vorhanden, daß die „gleichmäßige Untersuchung aller Arten" in quantitativer Hinsicht nur bedingt zu erfüllen war. Auch bei anderen Arten genügt die Anzahl der untersuchten Schädel nicht statistischen Anforderungen, zum Teil deshalb, weil die Methode es nicht erlaubt, stärker beschädigte Schädel einzubeziehen. Es war daher notwendig, neben quantitativen Verfahren vor allem qualitative Kriterien anzuwenden.

Zwischen den kleinsten und den größten Vertretern der Feliden besteht — nach Gewicht — ein Größenverhältnis von rund 1 : 200. Die Allometrie spielt hier also beim Artenvergleich eine herausragende Rolle.

Jeder Schädel wurde zunächst vermessen. Tab. 1 ist ein Muster des verwendeten Meßschemas. Die Maße sind eine Auswahl der von Haltenorth (1937) definierten und verwendeten. Ihre Numerierung ist die Haltenorthsche. Die Schädeldaten (Art, Unterart, Geschlecht und Museumsnummer) und -maße sind so gespeichert (VAX 9000, Ges. f. wissensch. Datenverarbeitung, Göttingen), daß sie für beliebige rechnerische Auswertung verfügbar sind.

Jeden Schädel fotografierte ich fünfmal: Seitenansicht (1) und Ansicht von vorn (2) je mit Unterkiefer, Seitenansicht ohne Unterkiefer (3), Ansicht von oben (4) und von unten (5) (Abb. 1). Die Schädel wurden dazu genau in der Bildebene der festinstallierten Kamera ausgerichtet. Ein 300 mm Objektiv mit Makroadapter (Kilfit) sorgte für möglichst geringe (vernachlässigenswerte) parallaktische Fehler. Eine mit aufgenommene Millimeterteilung sichert maßgerechte Auswertung. Die Fotos projizierte ich mit Hilfe eines normalen Vergrößerungsgeräts (Leitz Focomat 1) auf ein Grafik-Tablett (Digi-Pad 5) und digitalisierte von jeder Ansicht die Koordinaten einer Anzahl definierter Punkte (Tab. 2, zugleich Legende zu Abb. 1). Für jede Ansicht können die Punkte grafisch dargestellt werden, und zwar sowohl für jeden Schädel einzeln wie gruppenweise getrennt nach Arten, Unterarten, Geschlecht und/oder Alter (Abb. 2). Gemittelt ergeben dies Punktescharen Geraden, welche die Lage der betreffenden Punkte je nach Schädelgröße, bezogen auf den Kreuzungspunkt der Koordinaten, angeben. Für jede Ansicht stellen sie so das allometrische Wachstum dar („Allometrielinien", Abb. 3); die über die Geraden gezeichneten Winkel geben die maximale Winkelabweichung an (3 Sigma).

Tabelle 1: Meßbogen mit den verwendeten Meßstrecken.

Art: Geschlecht: Alter:
Museum: Samml.Nr.:
Fundort:
Sammler:

0 Basallänge		42 Ramushöhe	
1 Maxillare Alveolarlänge		43 U-Kiefer Breite	
2 Maxillare Gesichtslänge		44 U-Kiefer Länge	
3 Intermaxillare Gesichtslänge		45 Prosthion-Rhinion	
4 Intermaxillare Alveolarlänge		68 Canin.Praemol. Abstand	
6 Nasalialänge		70 Sphenoidbreite	
7 Frontal A		71 Interorbitalbreite	
8 Frontal B		72 Intertemporalbreite	
13 Occipitalhöhe		73 Caninenabstand	
14 Basi-occ.länge		75 Spitzenabstand	
15 Basi-occ.breite		76 Palatalbreite	
16 For.magn. Breite		77 Mastoidbreite	
17 For.magn. Höhe		78 Jochbogenbreite	
21 Proc. postorb. Höhe		81 Nasalbreite	
22 Jochbogenhöhe		82 Nasalhöhe	
23 Malare Höhe		83 Orbitalbreite	
24 Malare kl. Länge		84 Orbitalhöhe	
25 Malare gr. Länge		86 größte Länge	
38 U-Kiefer Höhe		87 Hirnschädelbreite	
		S-B	
		Hirnlänge	
		N-O	

Bemerkungen:

Auswertungsbeispiele

Haltenorth (1953) betrachtete die Sandwüstenkatzen von Nordafrika-Arabien und Transkaspien, *Felis margarita* Loche, 1858, und *Felis thinobia* Ognev, 1927, als zwei gute Arten, die konvergent aus falbkatzenähnlichen Vorfahren hervorgegangen seien. Heptner (1938; mit Dementiev 1937; mit Sludskij 1980) verglich die Schädel und hielt beide Formen nur für Unterarten, wobei ihm allerdings nur ein Exemplar von *F. margarita* zur Verfügung stand. Wer jedoch wie ich genügend Vertreter beider Formen lebend gesehen hatte, mußte wohl immer der Ansicht Haltenorths zuneigen. Abb. 4 zeigt nun, daß die Allometrielinien beider Formen voneinander abweichen, und zwar auf einer Ansicht stets im gleichen Sinne. Besonders deutlich tritt dies bei den Ansichten von vorn und von oben hervor, welche die gegenüber der Falbkatze eingetretene Schädelverbreiterung darstellen, welche für die Wüstenformen, auch für *F. nigri-*

Tabelle 2: Definition der digitalisierten Punkte (s. Abb. 1 u. 2).

Punkt	Ansicht
	Seitenansicht mit Unterkiefer (1)
1	Prosthion
2	Nasion
3	Stärkste Wölbung über oder hinter Proc. postorbitalis
4	Äußerster Punkt des Occiput
5	Hinterrand des Condylus
6	Spitze des Ramus
7	Äußerster Punkt des Unterkieferastes
8	Tiefste Wölbung des Unterkieferastes
9	„Kinnpunkt"
	Ansicht von vorn (2)
10	Äußerste Spreizung des Unterkieferastes
11	Größte Breite des Jochbogens
12	Oberer Rand des Foramen infraorbitale
13	Stärkste Krümmung des Proc. postorbitalis
14	Scheitelpunkt
15	Größte Breite der Nasenöffnung
	Seitenansicht ohne Unterkiefer (3)
16	Prosthion
17	Nasion
18	Stärkste Wölbung im Bereich des Nasenbeins
19	wie Punkt 3
20	Stärkste Krümmung im Bereich Parietale — Occipitale
21	Tiefster Punkt der Bulla
22	Höchster Punkt der Orbita
23	Vorderster Punkt des Jochbogens (Malare)
	Ansicht von oben (4)
24	Caninenbreite
25	Vorderster Punkt des Malare
26	Einbuchtung des Jochbogens über Proc. postorbitalis
27	Größte Jochbogenbreite (Außenmaß)
28	Ansatz des Hirnschädels am Jochbogen
29	Postorbital-Enge
30	Orbitalbreite
31	Einbuchtung des Nasale
	Ansicht von unten (5)
32	Prosthion
33	Palatalbreite (Reißzahn — X-Achse)
34	Größte Jochbogenbreite (Innenmaß)
35	Mastoidbreite
36	Hinterrand des Foramen ovale

pes, so kennzeichnend ist. Das bedeutet aber, daß die Schädelverbreiterung bei den beiden Formen einem je anderen allometrischen Gesetz folgt.

Nun können allerdings ähnliche und sogar größere Abweichungen der Allometrielinien voneinander auch bei geographisch weit getrennten Unterarten der gleichen Art vorkommen. Nur verlaufen diese Abweichungen dann innerhalb einer Ansicht

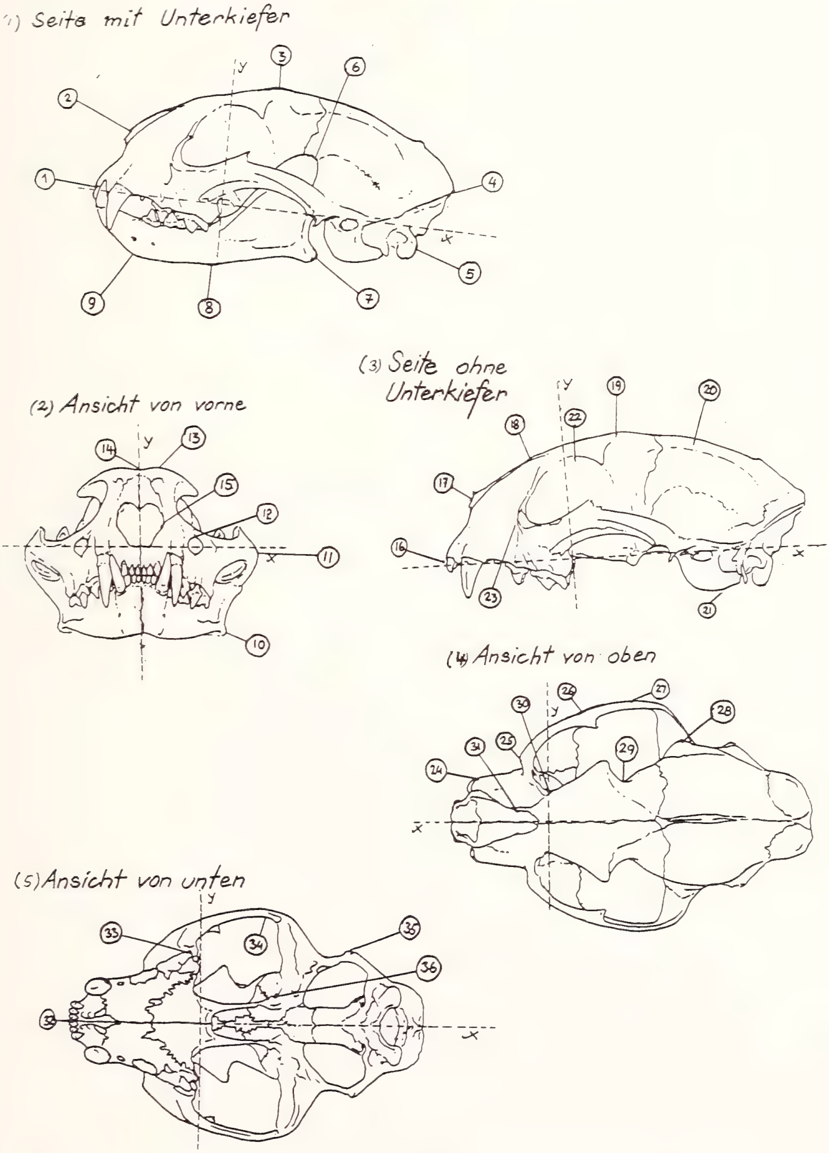

(1) Seite mit Unterkiefer
y
x
① ② ③ ④ ⑤ ⑥ ⑦ ⑧ ⑨
(2) Ansicht von vorne
y
x
⑩ ⑪ ⑫ ⑬ ⑭ ⑮
(3) Seite ohne Unterkiefer
y
x
⑯ ⑰ ⑱ ⑲ ⑳ ㉑ ㉒ ㉓
(4) Ansicht von oben
y
x
㉔ ㉕ ㉖ ㉗ ㉘ ㉙ ㉚ ㉛
(5) Ansicht von unten
y
x
㉜ ㉝ ㉞ ㉟ ㊱

Abb. 1: Ebenen der Schädelfotografien und digitalisierte Punkte (s. Tab. 2).

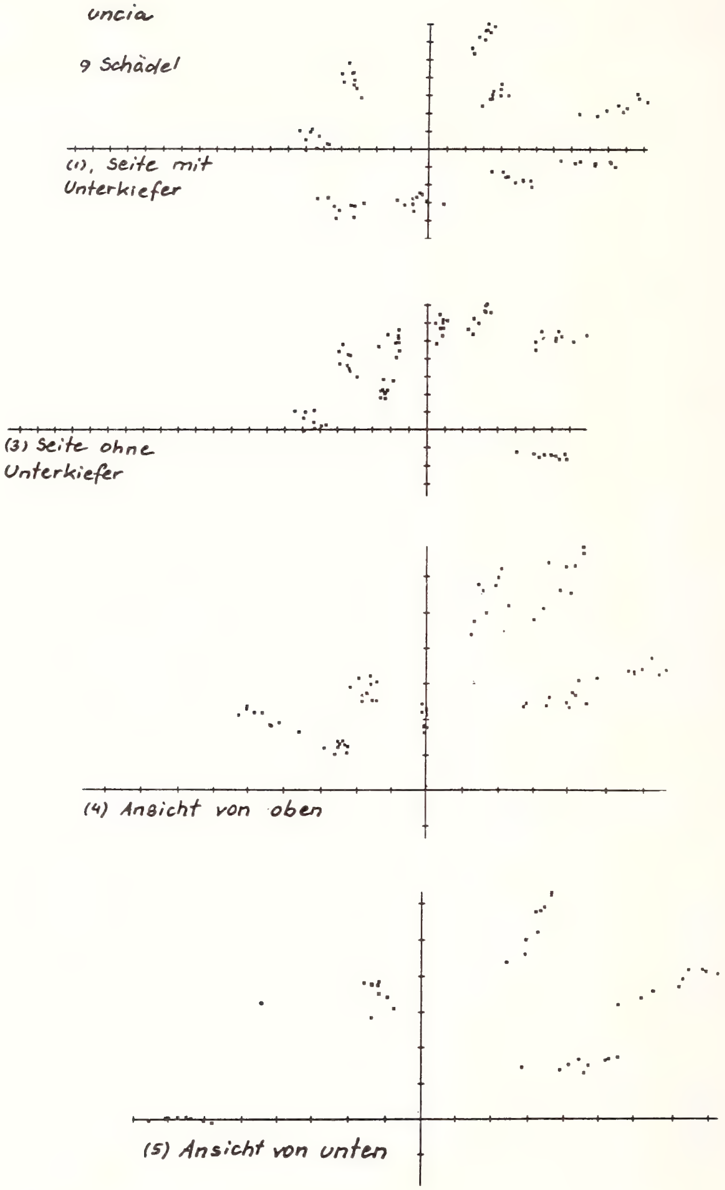


Abb. 2: Punktescharen der Seitenansichten mit und ohne Unterkiefer; *Uncia uncia*, adulte, n = 14. Weitere Erläuterungen s. Text.

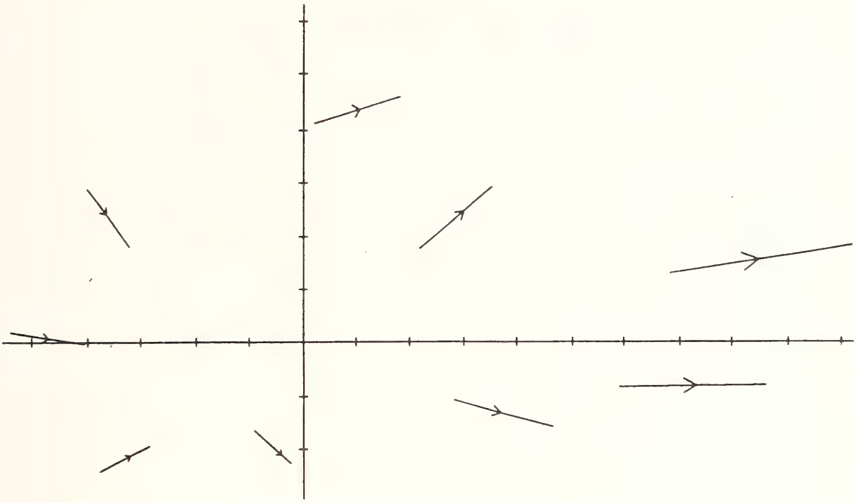


Abb. 3: Allometrielinien; *Profelis aurata*, adulte, n = 12. Weitere Erklärung s. Text.

nicht gleichsinnig wie im eben dargestellten Beispiel, sondern teilweise geradezu wirr durcheinander wie im Vergleich dreier Unterarten von *F. chaus* (Abb. 5).

Abb. 6 zeigt, daß auch bei herkömmlicher Auswertung von Meßdaten signifikante Unterschiede zwischen *thinobia* und *margarita* festzustellen sind: im Verhältnis der Maße 14 und 24 (Abb. 6 oben) wie auch bei den Allometriegeraden der Verhältnisse von Hirnlänge zur Schädelbasislänge (Abb. 6 Mitte) und der Schädelbasislänge zur Jochbogenbreite (Abb. 6 unten). Das gilt noch für eine Reihe anderer solcher Verhältnisse, die hier aus Platzgründen nicht darzustellen sind. All dies spricht für mehr als nur unterartliche Verschiedenheit. *Felis margarita* Loche und *Felis thinobia* Ognev sind zweifellos gute, unabhängig voneinander entstandene Arten.

Auch zur Prüfung der Verwandtschaft zwischen Arten sehr unterschiedlicher Körpergröße erweist sich das neue Verfahren als brauchbar. Abb. 7a und b zeigen Allometrielinien und Punktescharen für die Schädel zweier Arten, die bisher kaum jemand in nähere Beziehung zueinander setzte, Puma und Karakal. Die Allometrielinien gehen entweder direkt ineinander über, oder sie verlaufen, bedingt durch den Größenunterschied, vollkommen parallel. In einigen Fällen, wie etwa bei Punkt 10 (s. Abb. 1), weichen die Linien zwar um kleine Winkelbeträge voneinander ab, doch ist die gerade Linie ja eine Vereinfachung. Eigentlich handelt es sich um Kurven, die — wie ein Blick auf die zugehörigen Punktescharen lehrt — bruchlos ineinander übergehen würden. Der Karakalschädel würde bei einer entsprechenden Größenzunahme der Art eine dem Pumaschädel zum Verwechseln ähnliche Form annehmen. Mit kleinen Abweichungen, die hier noch nicht zu erörtern sind, trifft dies auch auf die Goldkatzenschädel zu. Auch der Vergleich der logarithmisch aufgetragenen Maße der drei Arten Afrikanische Goldkatze, Karakal und Puma zeigt, bis auf die Maße 14 und 24 bei Goldkatze und Karakal, keine signifikanten Unterschiede (Abb. 8).

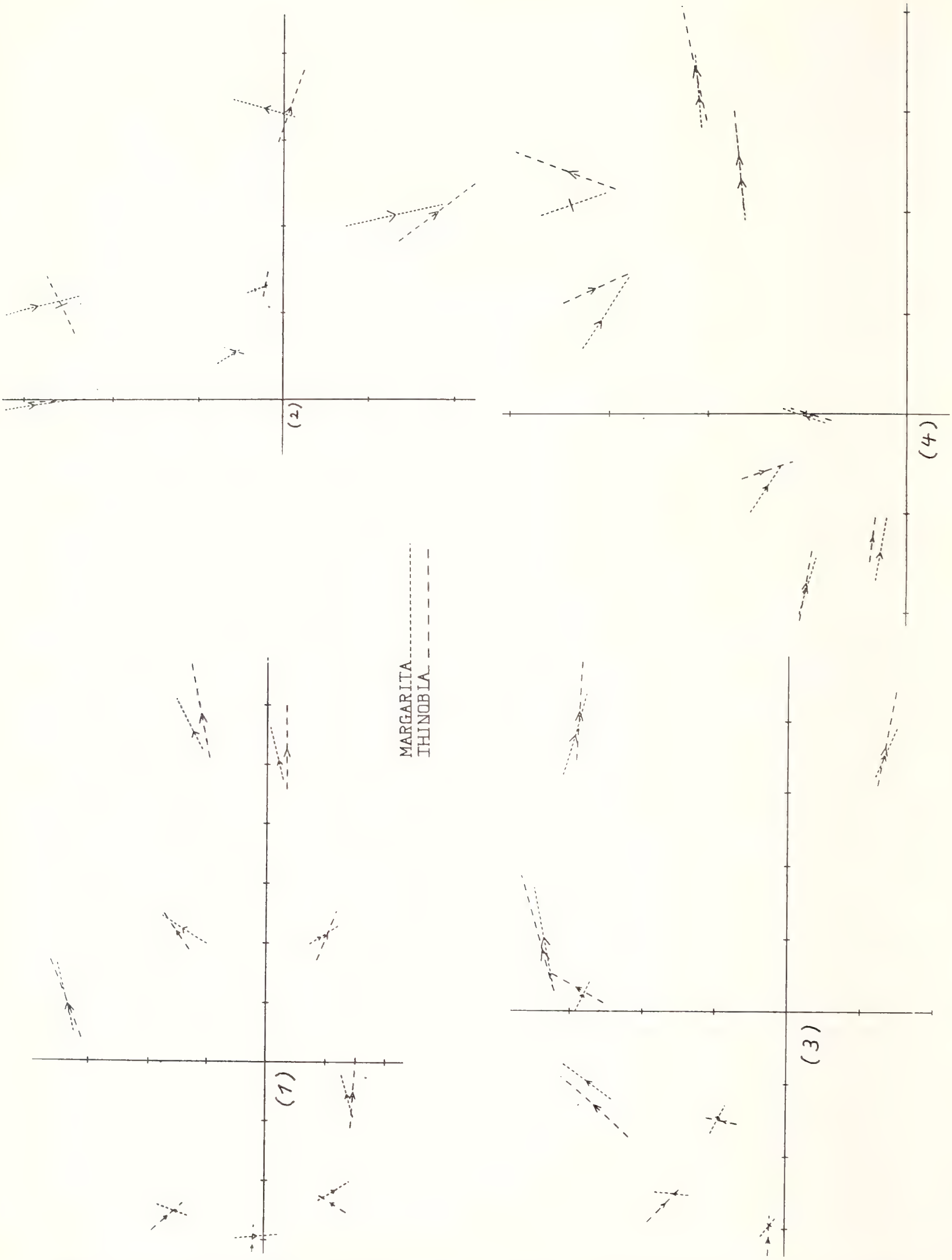


Abb. 4: Vergleich von *Felis margarita* (m; n = 13) und *F. thinobia* (th; n = 25), Ansichten 1, 2, 3 und 4. Weitere Angaben s. Text.

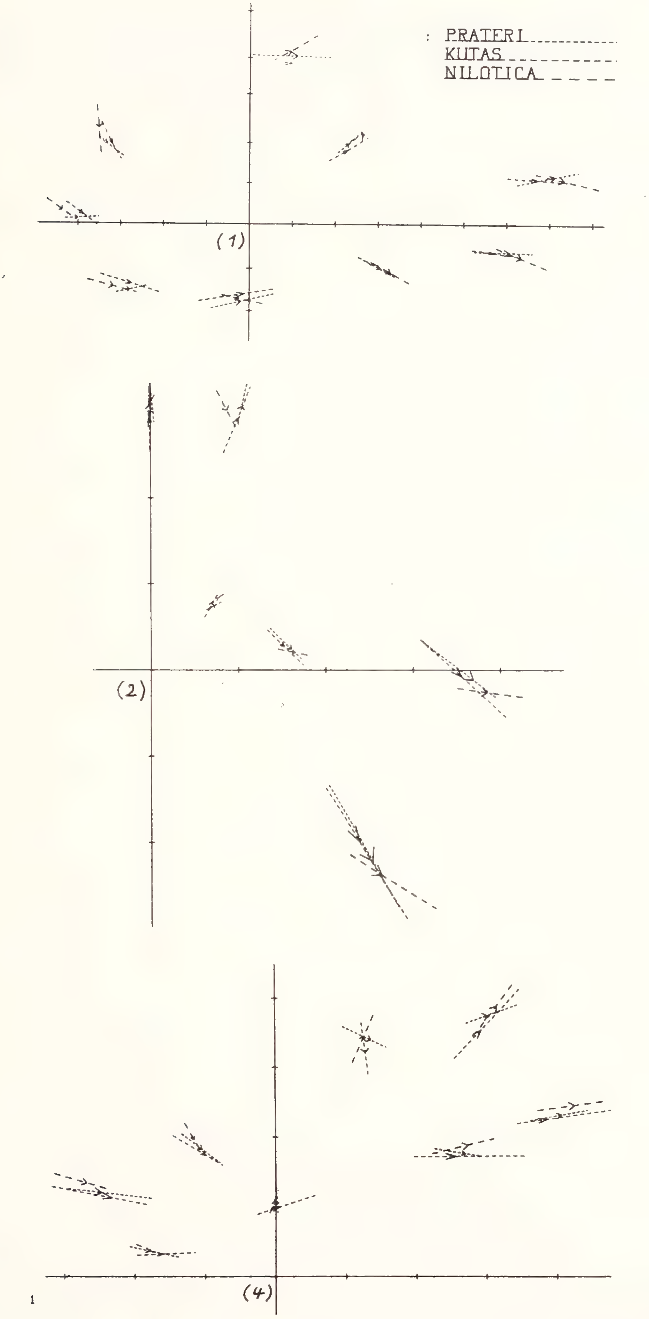


Abb. 5: Vergleich dreier, geographisch getrennter Unterarten von *Felis chaus*: *prateri*, *kutas* und *nilotica*, Ansichten 1, 2 und 4. Näheres s. Text.

Dies alles bestätigt eindeutig meine seit langem vorgetragene, vor allem auf Übereinstimmungen in der Lautgebung gestützte Auffassung (Leyhausen 1973, 1988), daß Karakal wie Puma in die nächste Verwandtschaft der Goldkatzen gehören und wie diese den Gattungsnamen *Profelis* tragen sollten.

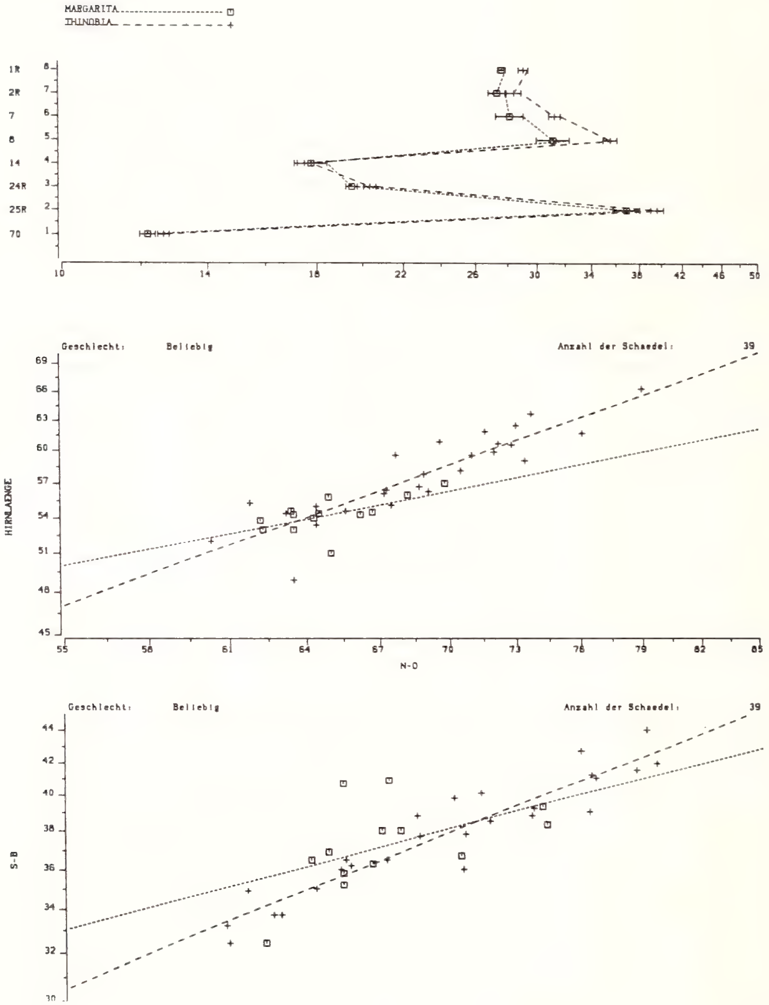


Abb. 6: Erklärung s. Text.

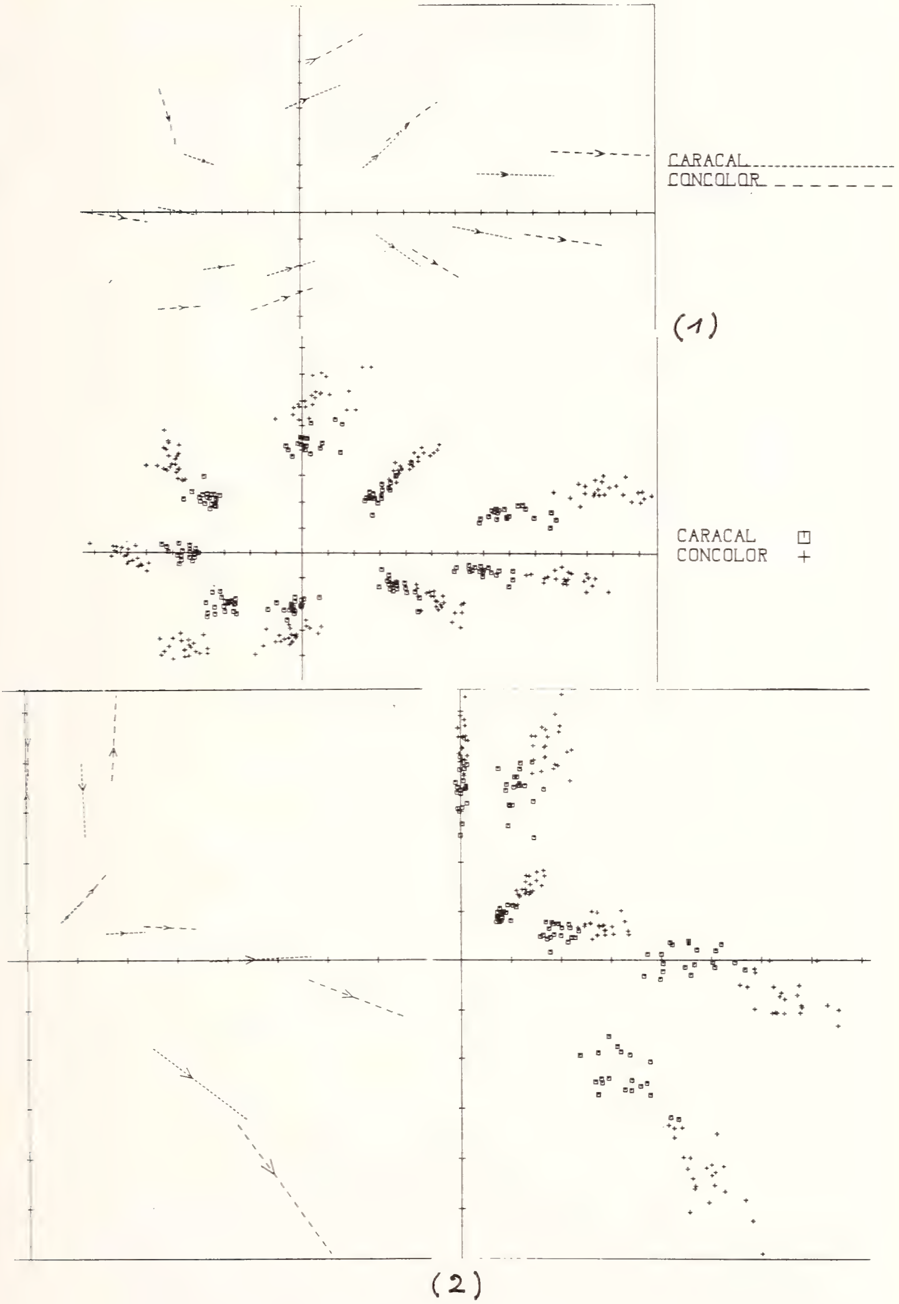
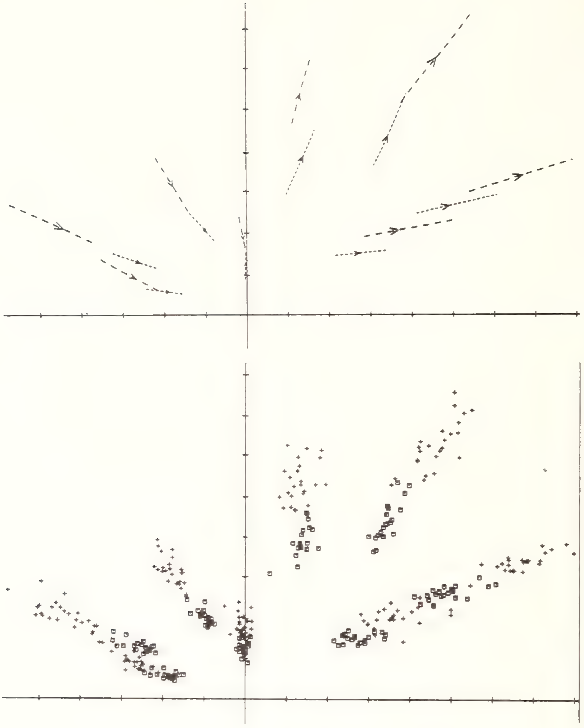
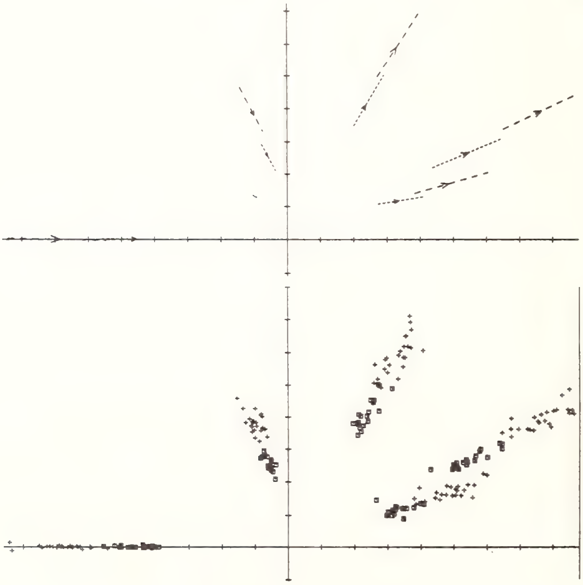


Abb. 7: Vergleich von *Profelis caracal* (n = 20) und *Profelis concolor* (n = 24); Ansichten 1, 2, 4 und 5, oben jeweils die Allometrielinien, darunter die Punktescharen, aus denen sie abgeleitet sind.



(3)



(4)

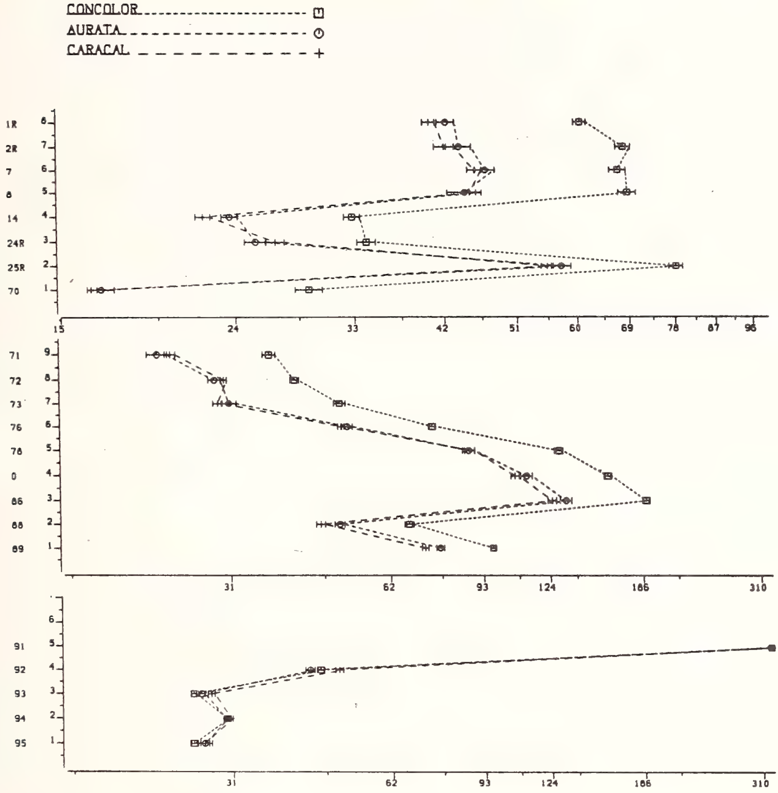


Abb. 8: Vergleich von *Profelis aurata* (n = 31), *P. caracal* (n = 20) und *P. concolor* (n = 24). Verfahren nach Simpson (1941). Die einzelnen Maße werden in gleichem Abstand untereinander aufgetragen; die logarithmische Teilung der Abszisse gleicht den Einfluß der Größenunterschiede auf die Form der entstehenden Kurven aus.

Danksagungen

Mein Dank gilt den Mitarbeitern der Säugetierabteilungen all der Museen, deren Sammlungen ich benutzen durfte. Sie alle einzeln aufzuführen, ist hier nicht möglich. Besonders danken möchte ich Dr. John Harding, langjähriger Keeper of Zoology des Natural History Museums in London, und seiner Gattin, Dr. Sidney Manton(†), für Förderung und Gastfreundschaft während vieler Jahre, Prof. Dr. O. D. Creutzfeldt, Direktor der Abteilung Neurobiologie des Max-Planck-Instituts für biophysikalische Chemie in Göttingen, für die Computerbenutzung, Prof. Dr. J. Pfleiderer und Dr. Mircea Pfleiderer, Astronomisches Institut der Universität Innsbruck, für die Hilfe bei der Verbesserung der Computerprogramme und der Fehlerkorrektur und nicht zuletzt meiner Frau, Barbara Tonkin-Leyhausen, für ihre Hilfe bei der Dateneingabe und der Abfassung des Manuskripts.

Zusammenfassung

Bisherige Verfahren, Säugetierschädel für die Systematik der einzelnen Taxa nutzbar zu machen, beruhen auf linearen Messungen zwischen definierten Punkten. Auch die allometrischen Verhältnisse verschieden großer Schädel versuchte man mit Hilfe solcher Maße zu erfassen. Da der Schädel ein sehr komplexes räumliches Gebilde ist, das nur selten einmal einigermaßen gerade Kanten oder gar ebene Flächen aufweist, muß ein solches Verfahren unbefriedigend bleiben und kann zu Fehlschlüssen führen. Ich wollte deshalb ein Verfahren entwickeln, das es bei vertretbarem Aufwand erlaubt, die räumlichen Richtungen allometrischer Veränderungen zu erkennen. Die mehr oder weniger gute Übereinstimmung der Allometrielinien ergibt dann ein Maß für den Grad der Verwandtschaft der verglichenen Arten. Zu diesem Zweck fotografierte ich jeden Schädel in 5 Ansichten: Seitenansicht und Ansicht von vorn mit Unterkiefer, Seitenansicht ohne Unterkiefer, Ansicht von oben und von unten. Von den 5 Fotos jeden Schädels digitalisierte ich insgesamt 36 definierte Punkte. Damit lassen sich Allometriekurven in 3 Raumebenen darstellen. Die Brauchbarkeit des Verfahrens für die Systematik belegen einige Beispiele. Im Ergebnis stellen sich *Felis margarita* und *Felis thinobia* als gute, deutlich getrennte Arten dar; Karakal und Puma erweisen sich als nahe Goldkatzen-Verwandte und werden mit diesen in die Gattung *Profelis* eingeordnet.

Schriftenverzeichnis

Haltenorth, Th. (1937): Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander II. — Z. Säugetierkde. 12: 97—240.

Haltenorth, Th. (1953): Die Wildkatzen der Alten Welt. — Geest & Portig Verl., Leipzig.

Heinroth, O. (1910): Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. — Verh. 5. Int. Ornithol.-Kongr. Berlin: 589—702.

Heinroth, O. (1930): Über bestimmte Bewegungsweisen der Wirbeltiere. — Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin.

Heptner, V. G. (1938): Origine de la faune désertique du Turkestan et ses particularités zoogéographiques. — Bull. Soc. Naturalistes Moscou, Section Biologique, N. S. 47: 1—72.

Heptner, V. G. & G. Dementiev (1937): Sur les relations mutuelles et la position systématique des Chats désertiques *Eremaelurus thinobius* Ognev et *Felis margarita* Loche. — Mammalia 1: 227—242.

Heptner, V. G. & A. A. Sludskij (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion III: Raubtiere (Feloidea). — Gustav Fischer Verlag, Jena.

Leyhausen, P. (1950): Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. — Z. Tierpsychol. 7: 46—83.

Leyhausen, P. (1963): Über südamerikanische Pardelkatzen. — Z. Tierpsychol. 20: 627—640.

Leyhausen, P. (1973): Verhaltensstudien an Katzen. 3. Aufl. — Paul Parey Verl., Berlin und Hamburg.

Leyhausen, P. (1988): Katzen. — In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Band 3: 580—636, Band 4: 1—49.

Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Ornithol. 89: Suppl. 3 (Festschrift O. Heinroth).

Pocock, J. R. (1917): The classification of existing Felidae. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 20: 329—352.

Simpson, G. (1941): Large pleistocene felines of North America. — Am. Mus. Novit. No. 1136.

Simpson, G. (1945): The principles of classification, and a classification of mammals. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. N. Y. 85: 1—114.

Prof. Dr. Paul Leyhausen, Auf'm Driesch 22, D-W-5227 Windeck.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 229—246	Bonn, Juli 1992

Die Gattung *Ceratocombus* Signoret, 1852 in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Ceratocombidae)

Albert Melber & Richard Köhler

Abstract. Two species of the genus *Ceratocombus* occur in Germany, of which *C. coleoptratus* (Zett.) is widely distributed, whereas *C. brevipennis* Popp. has been known previously only from Saxony. The latter is now recorded from several places in eastern Lower Saxony. Only little is known about the life history and ecology of these species. Even the morphological data in the literature are sometimes insufficient. Based on a study of numerous specimens collected from pitfall traps and soil extractions details are presented on body size, morphology of antennae, wing polymorphism, wing venation, number of tarsalia, and morphology of genital appendages in both sexes. Part of the data available in the literature were found to be incorrect. A mating pair of *C. coleoptratus* collected from a pitfall trap provided the opportunity to study and illustrate details of the functional morphology of the copulation. The application of quantitative sampling methods in the field revealed detailed data on the phenology, population density, life cycle, and sex ratio of both species of *Ceratocombus*. The bionomics as well as the habitat and biotope requirements in the study areas in Northwest Germany are discussed.

Key words. Insecta, Heteroptera, Ceratocombidae, *Ceratocombus*, Northwest Germany, taxonomy, morphology, copulation, ecology, life history.

Einleitung

Die Vertreter der Familie Ceratocombidae zählen innerhalb der Heteropteren zu den unzureichend erforschten Arten. Dies hängt mit ihrer geringen Körpergröße (1—2 mm), ihrer versteckten Lebensweise (an mäßig bis stark feuchten Standorten in Moosen) und ihrem für Wanzen recht uncharakteristischen Aussehen und Verhalten zusammen. Schon Douglas & Scott (1865) beklagen, daß die Tiere schlecht zu finden sind, weil die winzigen Imagines auf den ersten Blick wie Fliegen aussehen. Auch Butler (1923) vermerkt, daß die Adulten im Gelände an Phoriden (Diptera, Brachycera) erinnern.

Die Art *Ceratocombus coleoptratus* (Zetterstedt), die unter den europäischen Dipsocoromorpha am weitesten in trockenere Bereiche vordringt, wird zwar öfters nachgewiesen, dennoch ist sie in vielen Lokalfaunen nicht genannt, obwohl sie mit Sicherheit vorhanden ist. Der zweite Vertreter der Ceratocombidae, *Ceratocombus brevipennis* Poppius, ist bisher wohl aufgrund seiner geringen Größe weitgehend übersehen worden; Jordan (1963) bezeichnet diese damals als *C. lusaticus* Jordan gemeldete Art als „die kleinste europäische Wanze". Biologische und ökologische Daten über diese Arten sind in der Literatur kaum zu finden.

Bei freilandökologischen Untersuchungen in *Calluna*-Heiden und Kiefernwäldern in der nordwestdeutschen Tiefebene wurde unter anderem auch mit Erfassungsmethoden gearbeitet, die von Heteropterenfaunisten nicht oder nur selten benutzt werden. Auf diese Weise konnten in Bodenfallen und in Trockenextraktionsproben neben zahlreichen *C. coleoptratus*-Individuen häufig auch Larven und Imagines der bisher nur sehr selten nachgewiesenen Art *C. brevipennis* gefunden werden.

Die im Rahmen dieser Arbeiten erzielten Ergebnisse, die genauere Angaben zur Morphologie, Biologie und Faunistik der beiden einzigen Arten der Familie Ceratocombidae in Deutschland ermöglichen, sollen im folgenden dargestellt und mit den oft unrichtigen Literaturangaben verglichen werden.

Untersuchungsgebiete und ihre Lage

Alle Untersuchungsgebiete liegen in Niedersachsen nördlich des Mittellandkanals. Ihre genaue Lage wird im folgenden durch den internationalen UTM-Gittercode angegeben, weiterhin ist die dann später im Text benutzte Abkürzung in Klammern vermerkt:

Bokel (Bo) PD 0050
Naturschutzgebiet „Bokeler Heide" im Landkr. Gifhorn. Offene *Calluna*-Heide.

Rössenbergheide (Rö) PD 0535
Naturschutzgebiet „Rössenbergheide — Külsenmoor" im Landkr. Gifhorn. Offene *Calluna*-Heide in verheidetes Hochmoor übergehend und benachbarter Kiefernwald.

Heiliger Hain (HH) PD 0530
Naturschutzgebiet „Heiliger Hain" im Landkr. Gifhorn. Offene *Calluna*-Heide und lichter Kiefernwald.

Ehrhorn (Eh) ND 5590
Nähe Revierförsterei Ehrhorn, Staatsforst Sellhorn im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide". Kiefernmischwald.

Lüneburger Heide (LH) ND 6085
Wulfsberg, Umg. Oberhaverbeck im Naturschutzgebiet „Lüneburger Heide". Offene *Calluna*-Heide.

Eimke (Ei) ND 8570
Rahberg, Landkr. Uelzen. Offene *Calluna*-Heide und Kiefernwald.

Lutterloh (Lu) ND 8050
Schillohsberg, Landkr. Celle. Kiefernanflugwald.

Scheuen (Sch) ND 7535
Segelfluggelände Scheuen b. Celle. Offene *Calluna*-Heide mit angrenzendem Kiefernwald.

Helstorf (H) ND 4025
Reiterheide, Landkr. Hannover. In Bewaldung begriffene *Calluna*-Heide, allseits von Kiefernwald umgeben.

Wurster Heide (Wu) ME 7565
Umg. Holte, Landkr. Cuxhaven. Offene *Calluna-Empetrum*-Heide.

Garlstedter Heide (Ga) ME 7500
Standortübungsgelände bei Garlstedt, Landkr. Osterholz-Scharmbeck. Offene *Calluna*-Heide.

Hümmling (Hü) LD 9050
Nähe Naturschutzgebiet „Sprakeler Heide", Landkr. Emsland. Offene *Calluna*-Heide.

Material und Methoden

Die hier behandelten *Ceratocombus*-Arten wurden hauptsächlich mit zwei quantitativen Erfassungsmethoden nachgewiesen: Bodenfallen und Trockenextraktion.

An den meisten Standorten kamen 6 bis 12 Bodenfallen, wie sie bei Melber (1987) beschrieben worden sind, zum Einsatz (alle Untersuchungsgebiete außer Eh, Ei und Lu). Im Gebiet Eh wurden einfache Gläser mit Formalin benutzt.

Mit Trockenextraktionsproben nach Kempson et al. (1963) wurde in den Gebieten HH, LH, Ei, Lu, Sch und H gearbeitet. Die Probengröße betrug jeweils 0,03 m². Es wurden in der Regel ganzjährig in halbmonatlichen oder monatlichen (Ei, Lu) Abständen jeweils 8 bis 18 Einzelproben genommen. Die Untersuchungszeiträume sind jeweils im Ergebnisteil angegeben.

In einzelnen Gebieten verschiedentlich eingesetzte andere Untersuchungsmethoden, wie Handfänge, Käscherfang, Bodenphotoeklektoren, Baumeklektoren und Fensterfallen, ergaben keine oder quantitativ ungenügende Ergebnisse bezüglich der hier behandelten Arten.

Belegexemplare beider Arten sind im Museum Alexander Koenig, Bonn, deponiert.

Ergebnisse

Taxonomie und Systematik

Die beiden in Deutschland vorkommenden *Ceratocombus*-Arten sind zwei verschiedenen Untergattungen zuzuordnen: *C. coleoptratus* gehört zu *Ceratocombus* s. str., *C. brevipennis* zu *Xylonannus*.

Die Untergattung *Ceratocombus* s. str. ist durch kräftige Borsten an den Pronotumseiten und hinter den Komplexaugen charakterisiert, die bei *Xylonannus* fehlen. Weiterhin besitzt *Ceratocombus* s. str. dreigliedrige, *Xylonannus* aber zweigliedrige Hintertarsen.

C. brevipennis wurde von Poppius (1910) aus Turkestan nach mehreren ♀ beschrieben. Eine Neubeschreibung liegt von Linnavuori (1952) vor.

Von Kerzhner wurden 1974 drei Artnamen als Synonyme zu *C. brevipennis* gestellt: *C. lusaticus* Jordan, *C. jordani* Linnavuori und *C. kunsti* Stys.

C. lusaticus ist von Jordan (1943) nach mehreren ♂ und ♀ aus der Oberlausitz (Sachsen) beschrieben worden. Die Art wurde dann später von Linnavuori (1951) auch aus Finnland gemeldet.

C. jordani war von Linnavuori (1951) aufgrund eines einzigen macropteren ♀ beschrieben worden, welches Jordan (1940a, 1940b und 1941) fälschlicherweise als *C. corticalis* Reuter aus der Oberlausitz gemeldet hatte.

C. kunsti wurde ebenfalls aufgrund eines einzigen macropteren ♀ von Stys (1958) aus Süd-Böhmen beschrieben.

Die systematische Anordnung, wie sie Günther & Schuster (1990) angeben, ist also nicht korrekt. *C. brevipennis* gehört in die Untergattung *Xylonannus* und nicht zu *Ceratocombus* s. str., weiterhin ist *C. lusaticus* das Synonym zu *C. brevipennis* und nicht zu *C. coleoptratus.*

Morphologie

Körpergrößen

In der Literatur finden sich oft sehr unterschiedliche Größenangaben für die Imagines der *Ceratocombus*-Arten. Da die Körperlänge von der Kopfspitze bis zum Ende der über dem Abdomen in Ruhelage befindlichen Flügeldecken gemessen wird, können durch den ausgeprägten Flügelpolymorphismus sehr verschiedene Werte zustandekommen. Außerdem sind die Tiere relativ wenig sklerotisiert, und vor allem das Abdomen kann bei Trockenpräparaten weitgehend schrumpfen, was sich dann bei kurzflügeligen Formen erheblich auf die Längenmessung auswirkt. Aber auch bei alkoholfixiertem Material variieren die Längenmessungen stark mit dem Füllungsgrad des Darmes, dem Ausreifungsstadium der Ovarien oder der Ausbildung des Fettkörpers.

Längenmessungen an je 50 alkoholfixierten Individuen der extrem-brachypteren Form ergaben bei *C. coleoptratus*-♂ 2,08 ±0,16 mm, *C. coleoptratus*-♀ 2,30 ±0,13 mm; bei *C. brevipennis*-♂ 1,51 ±0,11 mm, *C. brevipennis*-♀ 1,85 ±0,18 mm. Drei macroptere ♀ von *C. brevipennis* hatten im Mittel eine Körperlänge von 2,04 ±0,09 mm.

Antennen

Von manchen Autoren wird das relative Längenverhältnis der einzelnen Fühlerglieder als taxonomisches Merkmal angeführt. Die Angaben streuen aber recht stark, was damit zusammenhängt, daß die sehr zarten Fühlerglieder (vor allem das 3. und 4.) bei Trockenpräparaten leicht schrumpfen können und sich verkrümmen, so daß nur bei Aufbewahrung in Flüssigkeit einigermaßen zuverlässige Längenmessungen möglich sind.

Die Tab. 1 zeigt die Werte für die üblicherweise angewendeten und sinnvollen Antennenglieder-Indices bei ♂ und ♀ der beiden *Ceratocombus*-Arten. Die Angaben beruhen auf Mittelwerten von Messungen an jeweils 10 alkoholfixierten Individuen.

Lediglich für das Verhältnis von 2. zu 3. Antennenglied ist der Unterschied zwischen den beiden Arten groß genug, daß er im Einzelfall bei Trockenmaterial taxonomisch verwertbar erscheint.

Insgesamt sind die Antennen von *C. brevipennis* relativ länger als die von *C. coleoptratus*, denn trotz unterschiedlicher Körpergröße liegen die Längenmaße der Gesamtantennen für beide Arten im Mittel bei 0,99 mm.

Die jeweils gleichlautende Angabe bei Linnavuori (1951 und 1958) für *C. coleoptratus*, daß das 3. Antennenglied 0,6—0,72mal so lang wie das 2. Glied ist, beruht offenbar auf einer Vertauschung; gemeint ist, daß das 2. Glied 0,6—0,72mal so lang wie das 3. sein soll (eigene Messungen: 0,50—0,64).

Tabelle 1: Verschiedene Längenverhältnisse der 4 Antennenglieder bei beiden Geschlechtern der *Ceratocombus*-Arten.

Antennenglied	2 : 1	3 : 2	4 : 3
C. coleoptratus ♂	2,01	1,84	1,10
♀	2,00	1,81	1,05
C. brevipennis ♂	1,89	2,08	1,18
♀	1,87	2,00	1,07

Flügelpolymorphismus

Die Länge der Deckflügel ist innerhalb der beiden *Ceratocombus*-Arten sehr variabel. Obwohl teilweise fließende Übergänge vorhanden sind, erscheint eine Einteilung in 4 Klassen in Anlehnung an Jordan (1940b) und Linnavuori (1951) sinnvoll:

1. Macroptere Formen: Vorderflügel das Abdomen überragend, Hinterflügel voll ausgebildet, das Abdomenende fast erreichend.
2. Cryptobrachyptere Formen: Vorderflügel wie bei macropteren Formen, Hinterflügel verkürzt, nur bis zur Abdomenmitte reichend.
3. Brachyptere Formen: Vorderflügel das Abdomenende erreichend, Hinterflügel zu kleinen Schuppen reduziert.
4. Extrembrachyptere Formen: Vorderflügel nur bis zur Abdomenmitte reichend, Hinterflügel praktisch vollkommen reduziert.

Unter den in Nordwestdeutschland gefundenen Tieren dominieren bei beiden *Ceratocombus*-Arten und in beiden Geschlechtern die extrembrachypteren Formen (über 90 %). Die sehr seltenen macropteren Formen scheinen hier bei *C. brevipennis* noch häufiger vorzukommen als bei *C. coleoptratus* (Tab. 2). Vor allem zwischen der brachypteren und der extrembrachypteren Ausbildung der Vorderflügel kommen bei beiden *Ceratocombus*-Arten Übergänge vor.

Tabelle 2: Anteile der vier Flügellängenmorphen bei den in Nordwestdeutschland gefundenen Individuen beider *Ceratocombus*-Arten.

	macropt.	crypto-brachypt.	brachypt.	extrem-brachypt.	n = 100 %
C. coleoptratus ♂	0,1 %	0 %	0,6 %	99,3 %	996
♀	0,7 %	0,3 %	1,0 %	98,0 %	308
C. brevipennis ♂	0 %	0 %	4,2 %	95,8 %	216
♀	6,2 %	0 %	2,1 %	91,7 %	48

Flügelgeäder

In der Literatur findet man bei der Beschreibung von *Ceratocombus*-Arten vielfach nur die Flügeladerung der macropteren Form abgebildet. Schon hier treten zwischen den Abbildungen unterschiedlicher Autoren erhebliche Abweichungen auf. Bei den brachypteren Formen, wo die Aderung noch undeutlicher wird, sind die Abbildungen in der Literatur noch ungenauer. Jordan (1940b) gibt an, daß bei der extrembrachypteren Form überhaupt keine Aderung mehr erkennbar sei.

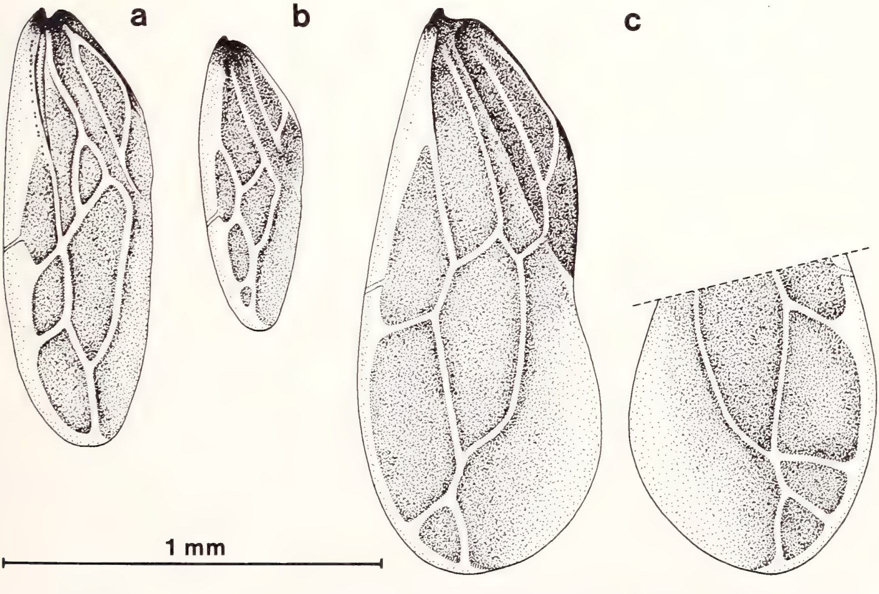


Abb. 1: Aderung des linken Vorderflügels der extrembrachypteren Form von *C. coleoptratus* (a) und *C. brevipennis* (b). Aderung des linken und rechten Vorderflügels eines macropteren *C. brevipennis*-♀ (c). Die entlang der Adern stehenden Borsten wurden nicht eingezeichnet.

Die hier abgebildeten Flügel (Abb. 1) wurden deshalb nach Flügelpräparaten unter dem Phasenkontrastmikroskop angefertigt, womit sich das Geäder relativ gut erkennen läßt.

Bei einem der drei untersuchten macropteren ♀ von *C. brevipennis* zeigte sich, daß beim selben Individuum der Aderverlauf im linken und rechten Vorderflügel abweichen kann (Abb. 1 c), was darauf hindeutet, daß die Aderung vor allem im Membranbereich des Flügels kein zuverlässiges taxonomisches Merkmal darstellt.

Viele Autoren greifen dennoch immer wieder auf den Merkmalskomplex der Flügeladerung zurück, obwohl schon Jordan (1941) auf die große Variabilität hingewiesen hatte: Bei dem macropteren *C. brevipennis*-♀, welches er zuerst als *C. corticalis* gemeldet hatte, und das dann später von Linnavuori (1951) als *C. jordani* beschrieben wurde, hat der distale Vorderrand der linken Halbdecke drei, der der rechten Halbdecke nur zwei große Zellen. Auch Stys (1958) weist bei seiner Erstbeschreibung von *C. kunsti* darauf hin, daß die Aderung beim rechten und linken Vorderflügel etwas unterschiedlich ist.

Tarsomerenzahl

Über die Anzahl der Tarsenglieder der verschiedenen Beinpaare bei *Ceratocombus* tauchen in der Literatur recht unterschiedliche Angaben auf. So geben z. B. Vinokurov et al. (1988) für *C. coleoptratus*-♀ an, daß Vorder- und Mitteltarsen zwei-, die Hintertarsen dreigliedrig sind; Wagner (1961, 1967) hingegen spricht im selben Fall von dreigliedrigen Mittel- und Hintertarsen. Diese Ungereimtheiten sind wohl vor allem auf die extreme Kleinheit der Tiere zurückzuführen, bei denen im Auflicht die Tarsengliederzahl nur sehr schwer zu beurteilen ist. Hinzu kommen oft starke Schrumpfungen und Deformationen der recht schwach sklerotisierten Objekte bei Trockenpräparation.

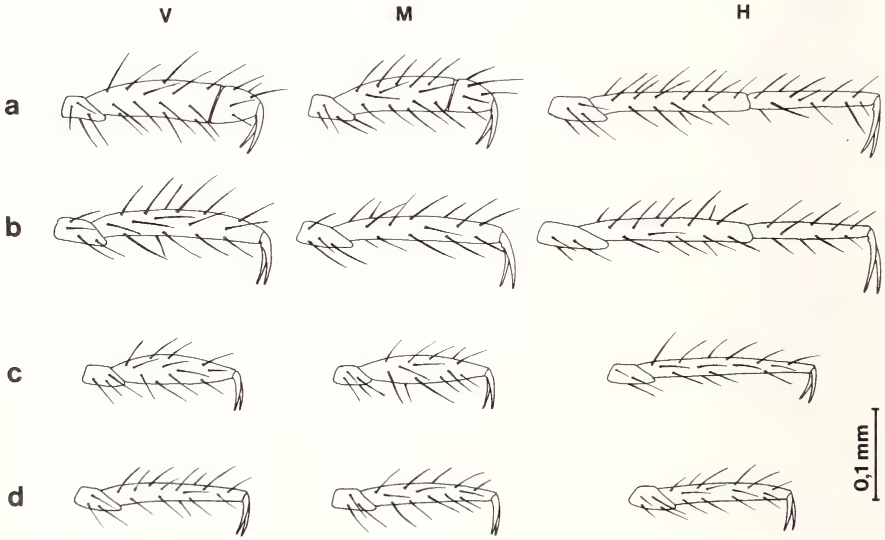


Abb. 2: Vorder- (V), Mittel- (M) und Hintertarsen (H) von *C. coleoptratus*-♂ (a) und ♀ (b) bzw. *C. brevipennis*-♂ (c) und ♀ (d).

Im Durchlichtmikroskop betrachtet, lassen sich über die Tarsomerenzahl wesentlich verläßlichere Aussagen machen: In der Abb. 2 sind die Tarsen für beide Geschlechter der zwei *Ceratocombus*-Arten dargestellt. Dreigliedrige Tarsen treten nur bei *C. coleoptratus* auf. Hier sind bei den ♂ alle Tarsen dreigliedrig, bei den ♀ nur die Hintertarsen. Das Gelenk zwischen 2. und 3. Tarsenglied am Vorder- und Mittelbein der ♂ hat allerdings ein völlig anderes Aussehen als die sonst auftretenden Tarsalgelenke.

Bemerkenswert ist weiterhin die Tatsache, daß die Hintertarsen der ♂ relativ länger sind als die der ♀, dies ist besonders ausgeprägt bei *C. brevipennis.* Der kleine Basalzahn der Klauen ist nur bei *C. coleoptratus* deutlich.

Im Gegensatz zu Literaturangaben bezieht sich der Sexualdimorphismus bei den Tarsen nicht nur auf die Vorder-, sondern auch auf die Mitteltarsen. Er ist bei beiden *Ceratocombus*-Arten vorhanden, wenn auch bei *C. brevipennis* weniger stark ausgeprägt.

Bei den Untergattungsdiagnosen (wie sie z. B. von Wagner 1961, 1967 gegeben werden) sollte es also für die Untergattung *Ceratocombus* nicht heißen „Mittel- und Hintertarsen dreigliedrig", sondern nur „Hintertarsen dreigliedrig".

Äußere Genitalien der ♂

Der Bau der Genitalien bei den Dipsocoromorpha weicht in vieler Hinsicht stark von den Verhältnissen bei den anderen Verwandtschaftsgruppen der Heteropteren ab. Die bei der Gattung *Ceratocombus* im männlichen Geschlecht auftretenden 3 paarigen Anhänge wurden in der Literatur meist nicht oder falsch interpretiert. Stys (1970) hat in einer Übersicht zur Morphologie der Genitalien der Dipsocoroidea die Verhältnisse weitgehend klargestellt.

In der Abb. 3a—c sind die im Bereich des männlichen Genitalapparates auftretenden symmetrischen, paarigen Anhänge für die beiden hier behandelten *Ceratocombus*-Arten vergleichend dargestellt. Das erste und größte Paar ist eindeutig dem 8. Segment zuzuordnen, es handelt sich um dessen Laterotergite, die zangenförmig ausgebildet sind. Die zweiten paarigen Anhänge sind im Sinne der Interpretation von Stys (1970) als die Laterotergite des 9. Segments anzusprechen. Das dritte Paar symmetrischer Anhänge, am Hinterrand der Genitalkapsel (= 9. Segment) befestigt, ist dann ein echtes Extremitätenpaar, die Parameren. Die Abb. 4 zeigt diese Anhänge in ihrer normalen Lage.

Unterschiede zwischen den beiden *Ceratocombus*-Arten finden sich, abgesehen von der Größe, vor allem in der Form der 3 paarigen Anhänge. Das zahnförmige Häkchen an der Spitze der Parameren ist bei beiden Arten vorhanden.

Äußere Genitalien der ♀

Die mit einer Reihe von ungefähr 20 Zähnchen besetzten Valven (1. Gonapophysen) der ♀ weisen bei beiden *Ceratocombus*-Arten im terminalen Bereich eine unterschiedliche Form auf (Abb. 3d).

Kopula

In der zweiten Augusthälfte wurde ein kopulierendes Pärchen von *C. coleoptratus* in einer Bodenfalle gefangen und fixiert. Neben der Beschreibung der Kopulationsstellung ist es auf diese Weise möglich, einige funktionsmorphologische Aspekte vor allem zu den äußeren männlichen Genitalanhängen darzustellen.

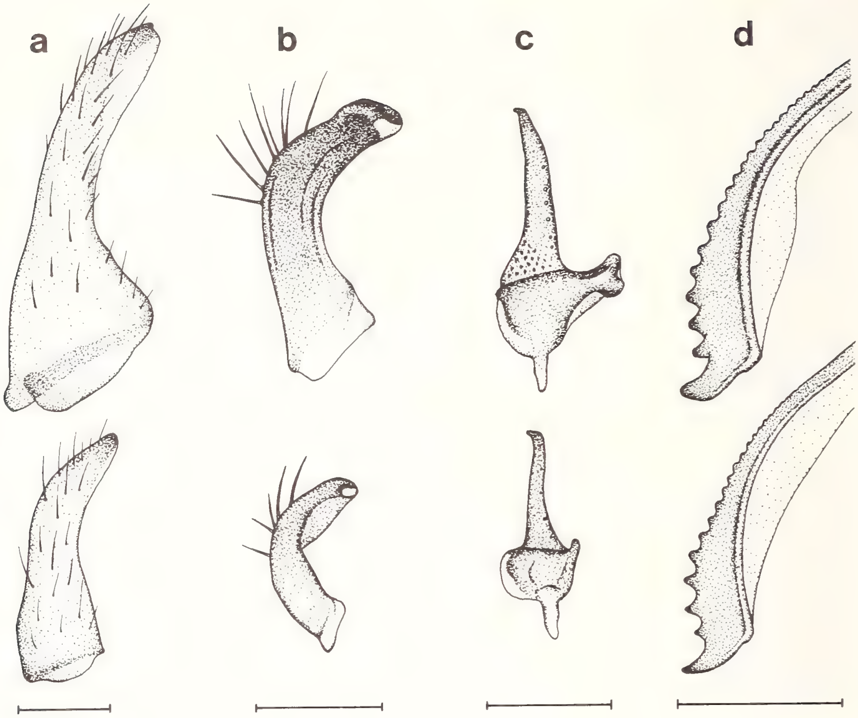


Abb. 3: Äußere Genitalien von *C. coleoptratus* (obere Reihe) und *C. brevipennis* (untere Reihe). Rechte Laterotergite des 8. Segments (a), des 9. Segments (b) und rechte Parameren (c) des ♂ sowie Terminalbereiche der 1. Valven des ♀ (d). Der Maßstab gibt jeweils die Länge von 0,1 mm an.

Bemerkenswert ist zunächst die Kopulationsstellung. Abweichend von den Verhältnissen bei den meisten anderen Heteropteren, befindet sich das ♂ unter dem ♀, so wie es sonst nur bei den Aradoidea vorkommt (Abb. 5).

In dem hier vorliegenden Fall ist die Längsachse des Körpers des ♀ gegenüber dem ♂ etwas nach rechts abgewinkelt. Von den beiden vorderen paarigen Anhängen des männlichen Abdomens (Laterotergite VIII) ist daher nur der rechte senkrecht hochgestellt und verhindert so ein Abgleiten des weiblichen Abdomens nach rechts. Der linke Anhang befindet sich in Ruhestellung.

Ein Abrutschen des ♀ nach hinten wird vor allem dadurch verhindert, daß der scharfkantige ventrale Distalrand des 7. Sternits des ♀ vor einer Erhöhung auf dem 8. Tergit des ♂ einrastet. Diese Struktur ist in der Abb. 4 (oben) deutlich in der Mitte des 8. Tergits zu erkennen.

Für das Festhalten des ♀ auf dem ♂ sind dann vor allem die Parameren verantwortlich, die das nach hinten ausgeklappte 2. Valvenpaar des ♀ nahe dessen Basis fixieren. Das 1. Valvenpaar ragt in eingeknicktem Zustand nach unten in die Genital-

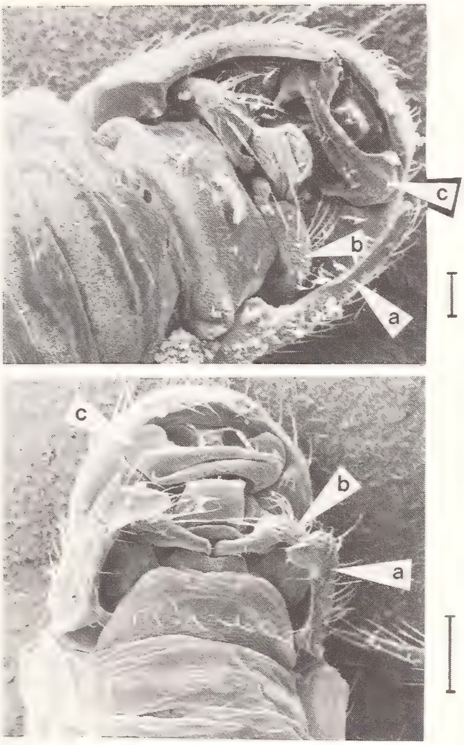


Abb. 4: Dorsale Aufsicht der letzten Abdominalsegmente des ♂ von *C. coleoptratus* (oben) und *C. brevipennis* (unten). a = 1. paariger Anhang (= Laterotergit VIII), b = 2. paariger Anhang (= Laterotergit IX), c = 3. paariger Anhang (Paramer). Maßstab: 0,1 mm.

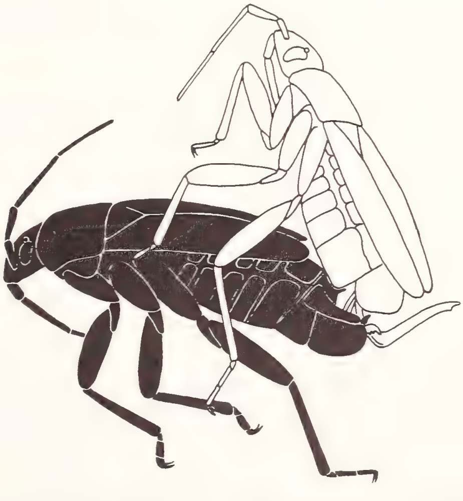


Abb. 5: Leicht schematisierte Darstellung der Kopulation von *C. coleoptratus* (♂ schwarz, ♀ weiß).

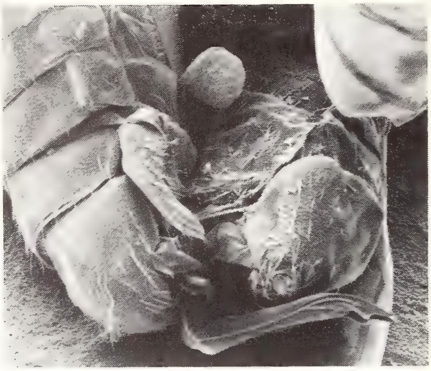


Abb. 6: Die letzten Abdominalsegmente eines kopulierenden *C. coleoptratus*-Pärchens (links: ♂, rechts: ♀). Das ausgeklappte 2. Valvenpaar und die gezähnte Spitze der 1. Valve sind unter dem linken Paramer des ♂ am unteren Bildrand sichtbar. Zwischen dem 7. und 8. Tergit des ♂ erscheint der ausgestülpte Sack einer medianen Abdominaldrüse.

kapsel (= 9. Segment) des ♂ hinein. Die gezähnten Spitzen kommen am Hinterrand derselben gerade noch zum Vorschein, was auf der Abb. 6 gut zu sehen ist.

Die mittleren paarigen Anhänge beim ♂ (Laterotergite IX) liegen während der hier dargestellten Kopulationsphase in Ruhestellung. Es liegt aber die Vermutung nahe, daß sie vorher für das Herunterziehen des 1. Valvenpaars in die Genitalkapsel gebraucht wurden. Dafür spricht auch die Existenz der auffälligen Einkerbung an ihrer Spitze (Abb. 3b), die sowohl bezüglich der Größe als auch der Lage gut in die leistenartigen Außenkanten der 1. Valve (Abb. 3d) einhaken könnte.

In dem hier beschriebenen Stadium der Kopulation ist der Aedeagus noch nicht in das ♀ eingeführt worden, was aber ohne weitere Veränderung der Stellung durch Hochklappen aus der Genitalkapsel genau zwischen das 1. und 2. Valvenpaar möglich wäre.

Im Falle des hier untersuchten kopulierenden Pärchens trat als Besonderheit beim ♂ ein blasenförmig ausgestülpter Drüsensack einer medianen Abdominaldrüse zwischen dem 6. und 7. Tergit auf. Dieser ist in der Abb. 6 deutlich zu sehen. Ob es sich hierbei um ein Tötungsartefakt handelt oder ob dieser Drüse eine funktionelle Bedeutung im Rahmen der Kopulation zukommt, muß vorerst dahingestellt bleiben.

Biologie und Ökologie

Phänologie und Populationsdichten

Das Auftreten von Larven und Imagines in Bodenfallen sagt nichts über die jahreszeitliche Verteilung der entsprechenden Entwicklungsstadien aus, sondern zeigt nur Laufaktivität in dem betreffenden Zeitabschnitt an.

Bei den Larven wurden nur die älteren Stadien (4. und 5.) in Bodenfallen gefangen. Aussagekräftige Werte liegen nur für *C. coleoptratus* vor. Hier zeigt sich ein Maximum der Laufaktivität dieser Larvenstadien in der 2. Julihälfte (Abb. 7).

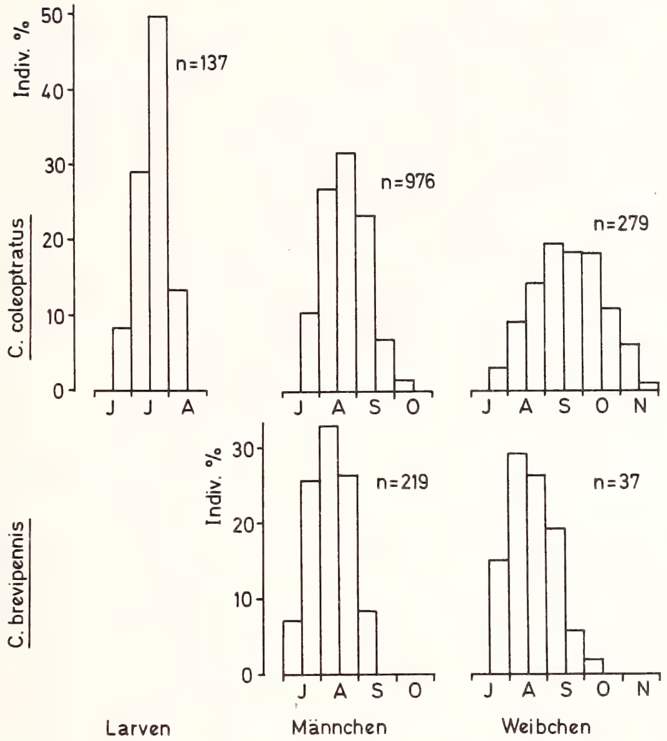


Abb. 7: Durch Bodenfallenfänge ermittelte jahreszeitliche Verteilung der Laufaktivität der beiden *Ceratocombus*-Arten nach Larven, ♂ und ♀ aufgeschlüsselt (J—N = Monate Juni—November). Es ist immer der Anteil der Laufaktivität in einer Monatshälfte dargestellt, wobei der Gesamtfang des Jahres als 100 % gesetzt wurde (Ergebnisse aus 249 Jahresfallen an 13 Standorten in den Jahren 1981—1991).

Bei den männlichen Imagines liegt das jahreszeitliche Maximum der Laufaktivität für *C. coleoptratus* in der 2. Augusthälfte, wohingegen die *C. brevipennis*-♂ in der 1. Augusthälfte ihr Aktivitätsmaximum aufweisen (Abb. 7).

Im Falle der ♀ treten zwischen den beiden *Ceratocombus*-Arten noch deutlichere zeitliche Unterschiede auf. Bei *C. brevipennis* werden die meisten Tiere im August gefangen, ungefähr gleichzeitig mit den ♂. Das Auftreten der ♀ von *C. coleoptratus* ist über einen viel längeren Zeitraum verteilt (hauptsächlich September bis Mitte Oktober) und liegt deutlich nach dem Aktivitätsmaximum der ♂ (Abb. 7).

Angaben über Bodenfallenfänge von *C. brevipennis* gibt Arnold (1971) aus dem Westerzgebirge. In Übereinstimmung mit den hier dargestellten Ergebnissen findet er Imagines frühestens in der 2. Julihälfte und gibt das Maximum der Aktivität für August an.

Zuverlässige absolute Populationsdichteangaben sind nur für *C. coleoptratus* aufgrund von Kempson-Extraktionsproben möglich.

Die Angaben in der Abb. 8 beruhen auf Mittelwerten von 3 Standorten (HH, Sch,

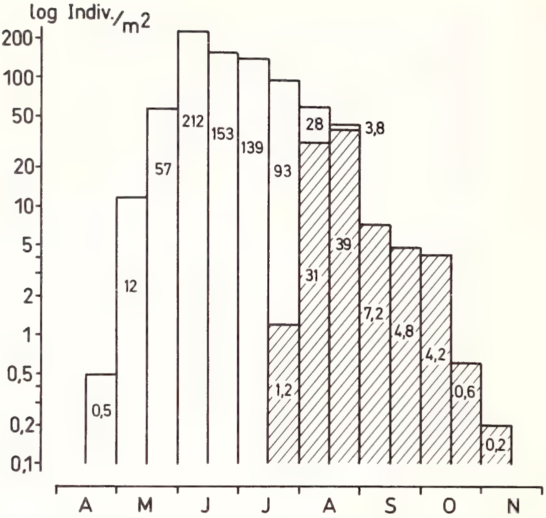


Abb. 8: Logarithmische Darstellung des Jahresganges der mittleren Populationsdichten von Larven (weiß) und Imagines (schraffiert) bei *C. coleoptratus* (A—N = Monate April—November) in *Calluna*-Heiden aufgrund von Kempson-Extraktionsproben.

H) und 6 Jahresgängen in 5 Untersuchungsjahren (1982—86): Insgesamt 56 Proben à 0,03 m² je Monatshälfte.

In den untersuchten *Calluna*-Heidebiotopen erhöhte sich die Populationsdichte aller Larvenstadien von *C. coleoptratus* beginnend in der 2. Aprilhälfte bis auf ein Maximum von 212 Indiv./m² in der 1. Junihälfte. Die Imaginalpopulation erreichte in der 2. Augusthälfte ihr Maximum von 39 Indiv./m² (Abb. 8). Noch bis in den November hinein waren Imagines nachweisbar.

Da für *C. brevipennis* nur die Daten eines Jahrganges (1990) von 2 Standorten (Ei, Lu) vorliegen, lassen sich hier nicht so zuverlässige Angaben zur Populationsdichte machen. In den beiden untersuchten Kiefernwäldern wurden aber für diese Art ähnlich hohe Maximalwerte der Populationsdichte sowohl bei den Larven (ungefähr 200 Indiv./m²) als auch bei den Imagines (50—60 Indiv./m²) wie bei *C. coleoptratus* in den *Calluna*-Heiden gefunden.

Jahreszyklus

Die Angaben über den Jahreszyklus der *Ceratocombus*-Arten in der Literatur sind sehr vage und teilweise auch unzutreffend. So geben Butler (1923), Jordan (1941) und auch Southwood & Leston (1959) für *C. coleoptratus* eine Überwinterung als Imago an. Sogar noch Dolling (1991) vermutet für diese Art Imaginalüberwinterung. Die Imaginalfunde liegen nach Angaben fast aller Autoren im Juli und August, was tatsächlich im Vergleich zu vielen Eiüberwinterern, z. B. unter den Miriden, relativ spät ist.

Aufgrund der schon besprochenen eigenen Ergebnisse zur Phänologie läßt sich das Jahreszyklusschema Abb. 9 aufstellen. Die Entwicklung läuft für die beiden untersuchten *Ceratocombus*-Arten weitgehend synchron, es ergibt sich lediglich ein etwas früheres Auftreten der entsprechenden Entwicklungsstadien von *C. brevipennis*

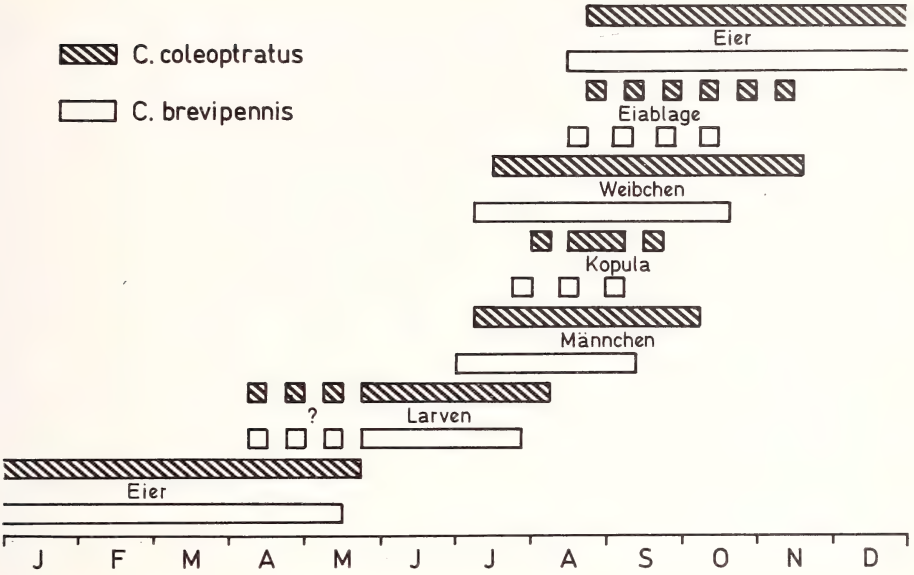


Abb. 9: Entwicklungszyklus im Jahresverlauf (J—D = Monate Januar—Dezember) für die beiden *Ceratocombus*-Arten. Bei den unterbrochenen Balken wurden die Zeiten aufgrund der übrigen Entwicklungsdaten geschätzt bzw. die Eiablagephase durch Nachweis reifer Eier in gefangenen ♀ indirekt ermittelt.

gegenüber *C. coleoptratus*. Die Überwinterung erfolgt mit Sicherheit nicht als Imago, sondern immer als Ei.

Der genaue Zeitpunkt des Larvenschlupfes im Freiland bleibt etwas unsicher, da der Nachweis der ersten Larven im Jahresverlauf nur aufgrund von Funden im Extraktionsmaterial möglich war. Ausgelöst durch die starke Wärmeentwicklung während der Extraktion, kommt es hier wahrscheinlich zu einem vorzeitigen Larvenschlupf gegenüber den Freilandverhältnissen. Das tatsächliche Erscheinen der ersten Larven im Freiland ist erst Ende Mai/Anfang Juni zu erwarten. Das plötzliche Auftreten von Larven in den Extraktionen im April deutet allerdings darauf hin, daß offensichtlich bei beiden untersuchten *Ceratocombus*-Arten eine Ei- oder Embryonaldiapause vorliegt, denn es konnten durch die Extraktionswärme niemals zu einem früheren Zeitpunkt im Jahr Larven erhalten werden.

Cobben (1968) vermutet bei *C. coleoptratus* eine Embryonaldiapause in einem sehr frühen Entwicklungsstadium nach der Eiablage im August/September.

Geschlechterverhältnis

Da die ♂ offenbar eine wesentlich höhere Mobilität als die ♀ zeigen, wurden in Bodenfallen deutlich mehr ♂ als ♀ gefangen. Das Geschlechterverhältnis (♂ : ♀) betrug hier bei *C. coleoptratus* 3,5 : 1 (n = 1355 Indiv.) und bei *C. brevipennis* 5,9 : 1 (n = 256 Indiv.).

Das tatsächliche Geschlechterverhältnis läßt sich aufgrund der Daten der Kempson-Extraktionen abschätzen. Das Verhältnis lag hier für beide *Ceratocombus*-Arten bei 1 : 1,2, wenn man alle durch Extraktion erhaltenen Individuen addiert. Da die ♀ etwas langlebiger als die ♂ sind, werden sie bei einer ganzjährigen Probenahme über einen längeren Zeitraum hinweg erfaßt, so daß der tatsächliche Sexualindex wohl recht genau bei 1 : 1 liegen dürfte.

Lebensweise, Habitat- und Biotopansprüche

Da direkte Beobachtungen fehlen, ist bis heute nicht klargestellt, ob die *Ceratocombus*-Arten zoo- oder phytophag sind. Verschiedene Autoren (Butler 1923, Cobben 1979 u. a.) vermuten allerdings ein Vorherrschen der zoophagen Ernährungsweise aufgrund der Struktur der Mundwerkzeuge.

Von einigen Autoren wird eine Bindung an Ameisen angegeben. Schon Reuter (1891) erwähnt verschiedene *Formica*- und *Lasius*-Arten, in deren Nestern *C. coleoptratus* gefunden wurde, ebenso Butler (1923). Jordan (1965) hingegen hält dieses Zusammentreffen mit Ameisen für rein zufällig und bestreitet jegliche nähere Bindung an Ameisen.

Aufgrund der Kempson-Extraktionsproben, in denen die beiden hier behandelten *Ceratocombus*-Arten gefunden wurden, ließ sich keine Bindung an irgendwelche im selben Biotop auftretenden Ameisenarten feststellen.

Als Habitat werden von den meisten Autoren für beide *Ceratocombus*-Arten verschiedene Moosarten und -gattungen angegeben. Neben dem am häufigsten genannten *Sphagnum* (Stys 1958 u. a.) wurde *C. coleoptratus* auch aus *Polytrichum* (Jordan 1940a) und *C. brevipennis* aus *Pleurozium* (Linnavuori 1951) und *Polytrichum* (Jordan 1940a, 1940b, 1943) erhalten.

Eine genauere Analyse der Kryptogamenschicht in den Versuchsgebieten Ei und Lu, in denen beide *Ceratocombus*-Arten gefunden wurden, ergab folgende dominante Moosarten: *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt. (an beiden Standorten 100 % Stetigkeit), *Dicranum undulatum* Brid. (beide 100 %), *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. (90 % bzw. 88 %) und *Hypnum cupressiforme* L. (80 % bzw. 92 % Stetigkeit).

Moospolster werden offenbar aufgrund der in ihnen herrschenden besonderen mikroklimatischen Verhältnisse als Habitate bevorzugt. Die Moosarten selbst scheinen jedoch nur von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Die Biotope, in denen die beiden *Ceratocombus*-Arten vorkommen, lassen sich aufgrund der Literaturangaben nur schwer eingrenzen. *C. coleoptratus* kommt nach eigenen Beobachtungen außer in unterschiedlichen Waldtypen, wobei aber Nadelwälder offenbar bevorzugt werden, in Mooren, aber auch in *Calluna*-Sandheiden und in verschiedenen Grasformationen vor. Es werden also sehr feuchte, aber auch recht trockene Standorte besiedelt.

Zu *C. brevipennis* liegen in der Literatur außer von Jordan (1943), der die Art an sumpfigen Stellen in der Nähe von Teichen fand, nur noch von Arnold (1971) genauere Biotopbeschreibungen vor. Obwohl dieser Autor *C. brevipennis* in Hochmoorresten im Erzgebirge fand, kommt er dennoch zu dem Schluß, daß es sich nicht um eine Hochmoorart handelt, da 12 von 17 Tieren in Bodenfallen am Rand der Moorreste in artenarmen *Molinia*-Gesellschaften auftraten. Er vermutet Feuchtwiesenbestände als günstigsten Biotop. Linnavuori (1951) hat *C. brevipennis* im Fichtenwald gefunden.

Aufgrund der eigenen Untersuchungen in Nordwestdeutschland ist ein Vergleich der Besiedlungspräferenzen der beiden *Ceratocombus*-Arten von Kiefernwald und *Calluna*-Heide möglich. In der Tab. 3 sind die Häufigkeiten in Bodenfallen und in

Tabelle 3: Durchschnittliche Anzahl von *C. coleoptratus*- und *C. brevipennis*-Imagines pro Jahresfalle in zwei verschiedenen Biotoptypen an 10 Untersuchungsstandorten (n = Anzahl der insgesamt in Bodenfallen gefangenen Individuen; — = nicht untersucht).

Unters.-gebiet	Wald *C. col.*	Wald *C. brevip.*	Heide *C. col.*	Heide *C. brevip.*	n	Untersuchungs-zeitraum
Bo	—	—	10,5	0	253	1984—86
Rö	0	9,7	5,5	0,25	197	1986—87
HH	0,5	0	4,2	0,05	260	1983—87
Eh	0	2,2	—	—	194	1977 u. 79
LH	—	—	0	0,08	2	1983—86
Sch	—	—	4,5	0	27	1984
H	1,0	0	7,4	0,02	494	1981—91
Wu	—	—	0,8	0	5	1987
Ga	—	—	0,33	0	2	1985
Hü	—	—	4,8	0	29	1986

Tabelle 4: Jahresdurchschnittsabundanz (Indiv./m²) von *C. coleoptratus*- und *C. brevipennis*-Imagines in zwei verschiedenen Biotoptypen an 6 Untersuchungsstandorten aufgrund von Extraktionen (n = Anzahl der erhaltenen Individuen; — = nicht untersucht).

Unters.-gebiet	Wald *C. col.*	Wald *C. brevip.*	Heide *C. col.*	Heide *C. brevip.*	n	Untersuchungs-zeitraum
HH	—	—	3,9	0	92	1985—86
LH	—	—	0	0,06	1	1983—86
Ei	4,1	4,6	0,2	0	36	1990
Lu	0,4	5,4	—	—	44	1990
Sch	—	—	2,7	0,2	16	1984
H	—	—	3,9	0	65	1983

der Tab. 4 die in Kempson-Extraktionen für diese beiden Biotoptypen gegenübergestellt.

C. coleoptratus weist in der *Calluna*-Heide meist eine höhere Aktivitätsdichte bzw. Siedlungsdichte auf. *C. brevipennis* zeigt nur im Kiefernwald hohe Dichten und übertrifft dort in der Regel *C. coleoptratus*. *C. brevipennis* wäre also eher als Waldart anzusprechen, wohingegen *C. coleoptratus* auch außerhalb des Waldes in der Zwergstrauchformation gute Entwicklungsbedingungen findet und hier in der Regel sogar höhere Dichten als *C. brevipennis* erreicht.

Faunistik

C. coleoptratus ist in ganz Europa verbreitet. Jordan (1941) und Linnavuori (1958) geben die Art für alle europäischen Länder mit Ausnahme der Iberischen Halbinsel an. Hier wurde sie aber neuerdings auch nachgewiesen (Ribes 1986). Josifov (1986) stuft die Art als eurosibirisch ein.

Von *C. brevipennis* liegen noch recht wenige Fundmeldungen vor, so daß noch kein abschließendes Urteil über die Verbreitung dieser Art möglich ist. Die Fundorte sind: Turkestan, Dschilarik (Poppius 1910), S-Finnland, Lammi (Linnavuori 1951), Südschweden, Närke und Uppland (Ossiannilsson 1963, Coulianos & Ossiannilsson

1976), Südböhmen, Velky Tisy (Stys 1958, Hoberlandt 1977). In Deutschland sind bisher 4 Fundorte in Sachsen bekannt: Oberlausitz, Kauppa und Creba (Jordan 1943), und im Unteren Westerzgebirge, Kreis Annaberg und Kreis Stollberg (Arnold 1971, 1973).

In Nordwestdeutschland war *C. brevipennis* bisher nicht nachgewiesen worden. *C. coleoptratus* kommt im ganzen Gebiet vor (Wagner & Weber 1967). Die Abb. 10 zeigt die hier ermittelten Fundpunkte für beide Arten in Niedersachsen. Für *C. brevipennis* deutet sich ein östlicher Verbreitungsschwerpunkt an, was auch gut mit den übrigen europäischen Nachweisen in Einklang zu bringen ist.

Diskussion

Nicht nur die beiden hier behandelten *Ceratocombus*-Arten, sondern auch alle anderen Vertreter der Familiengruppe Dipsocoromorpha gehören in Europa zu den völlig unzureichend erforschten Heteropteren.

Die fehlenden Daten über Habitatansprüche und Biotopbindung sind nur durch eine intensivere gezielte Nachsuche im Freiland zu erhalten. Das hier erfolgreich eingesetzte Verfahren der Kempson-Extraktion ist eine geeignete Methode, diese sehr kleinen und versteckt lebenden Tiere aus Bodenproben zu erhalten, und so neben dem bloßen Nachweis auch phänologische Daten zu gewinnen.

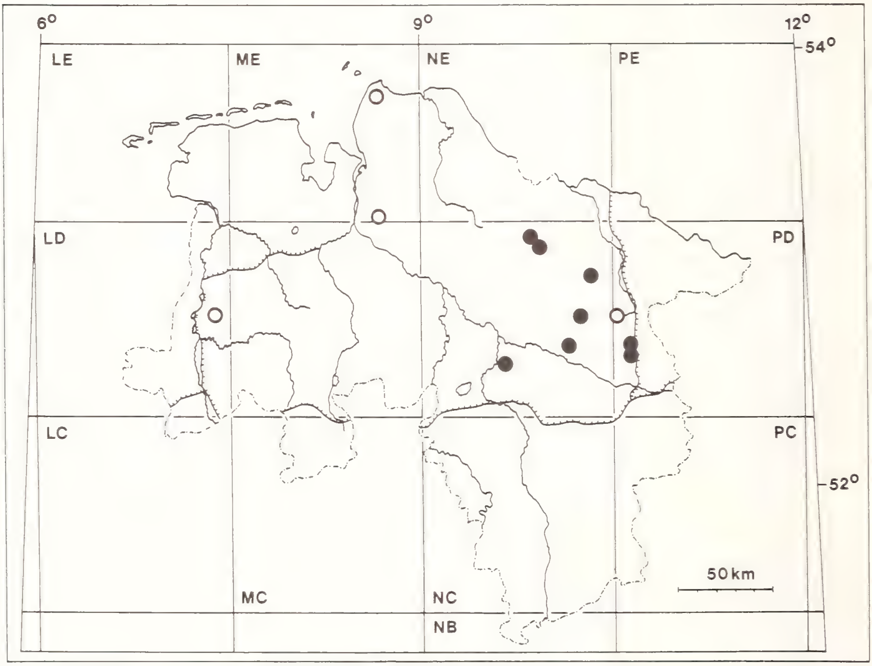


Abb. 10: Nachweise von *C. coleoptratus* (alle Kreise) und *C. brevipennis* (ausgefüllte Kreise) in Niedersachsen. In der Karte sind die 100 km-Quadrate des internationalen UTM-Gitters eingezeichnet. Die genauen UTM-Gitterwerte für *C. brevipennis* sind PD 0535, 0530, ND 5590, 6085, 8570, 8050, 7535, 4025 und für *C. coleoptratus* zusätzlich PD 0050, ME 7565, 7500, LD 9050.

Vor allem auf *C. brevipennis* wird in Zukunft in verstärktem Maße zu achten sein. Nachdem nun deutlich geworden ist, in welchen Biotoptypen diese Art in Nordwestdeutschland zu finden ist, sollen mit Hilfe von Lebendextraktionen aus geeigneten Bodenproben Imagines gewonnen werden. In Haltungsversuchen im Labor werden sich dann erste Aussagen über Verhalten, Ernährungsweise und Fortpflanzungsbiologie erhalten lassen.

Nur durch die Kombination von unkonventionellen Erfassungsmethoden im Freiland mit Laborbeobachtungen wird sich das Wissen über diese vernachlässigte Heteropterengruppe erweitern lassen.

Danksagung

Wir danken Frau A. Janczikowski (Institut für Mikrobiologie der Universität Hannover) für die Anfertigung der REM-Fotos.

Zusammenfassung

In Deutschland kommen zwei Arten der Gattung *Ceratocombus* vor. Von diesen ist *C. coleoptratus* (Zett.) im ganzen Gebiet verbreitet, *C. brevipennis* Popp., bisher nur aus Sachsen bekannt, wurde nun auch an mehreren Stellen im östlichen Niedersachsen nachgewiesen.

Für beide Arten liegen bisher nur wenige gesicherte ökologische Daten vor. Zahlreiche morphologische Angaben in der Literatur erwiesen sich als ungenau.

Aufgrund des mit Bodenfallen und Trockenextraktion erhaltenen relativ umfangreichen Materials konnten exakte Aussagen zu Körpergrößen, Antennenmorphologie, Flügelpolymorphismus, Flügelgeäder, Tarsomerenzahl und Morphologie der äußeren Genitalien beider Geschlechter gemacht werden und so mehrere unzutreffende Literaturangaben revidiert werden.

Anhand eines in einer Bodenfalle gefangenen kopulierenden Pärchens werden funktionsmorphologische Aspekte zur Kopula dargestellt.

Der Einsatz quantitativer Erfassungsmethoden im Gelände erlaubte genauere Angaben zur Phänologie, zu Populationsdichten, zum Jahreszyklus und zum Geschlechterverhältnis der beiden *Ceratocombus*-Arten.

Lebensweise, Habitat- und Biotopansprüche in den untersuchten Gebieten in Nordwestdeutschland werden diskutiert.

Literaturverzeichnis

Arnold, K. (1971): Das Untere Westerzgebirge — ein zweites Fundgebiet von *Ceratocombus lusaticus* Jordan, 1943 in Mitteleuropa (Heteroptera, Trichotelocera, Ceratocombidae Dohrn, 1859). — Veröff. Mus. Naturk. Karl-Marx-Stadt 6: 69—74.

Arnold, K. (1973): Bemerkenswerte Wanzenfunde aus dem Unteren Westerzgebirge (I) (Hemiptera, Heteroptera). — Faun. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden 4: 207—217.

Butler, E. A. (1923): A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. — 682 pp., Witherby, London.

Cobben, R. H. (1968): Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. — Agric. Res. Repts. Wageningen 707: 1—475.

Cobben, R. H. (1978): Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies. — Meded. Landb. Hogesch. Wageningen 78: 1—407.

Coulianos, C.-C. & F. Ossiannilsson (1976): Catalogus Insectorum Sueciae. VII. Hemiptera-Heteroptera, 2nd edit. — Ent. Tidskr. 97: 135—173.

Dolling, W. R. (1991): The Hemiptera. — 274 pp., University Press, Oxford.

Douglas, J. W. & J. Scott (1865): The British Hemiptera. Vol. I: Hemiptera-Heteroptera. — 627 pp., London.

Günther, H. & G. Schuster (1990): Verzeichnis der Wanzen Mitteleuropas (Heteroptera). — Dt. ent. Z., N. F. 37: 361—396.

Hoberlandt, L. (1977): Enumeratio Insectorum Bohemoslovakiae. Heteroptera. — Acta faun. entomol. Mus. Ntl. Pragae 15, Suppl. 4: 61—82.

Jordan, K. H. C. (1940a): Die Heteropterenfauna der Oberlausitz und Ostsachsens. — Isis budiss. 14: 96—156.

Jordan, K. H. C. (1940b): Einige Bemerkungen über Cryptostemmatidae (Hemiptera-Heteroptera). — Ent. Z. 53: 341—344.

Jordan, K. H. C. (1941): 20. Familie: Cryptostemmatidae. — In Gulde, J., Die Wanzen Mitteleuropas, Teil VIII: 245—259, Frankfurt/Main.

Jordan, K. H. C. (1943): *Ceratocombus lusaticus*, eine neue Cryptostemmatide Deutschlands. — Arb. morph. taxon. Ent. Berlin 10: 62—64.

Jordan, K. H. C. (1963): Die Heteropterenfauna Sachsens. — Faun. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden 1: 1—68.

Jordan, K. H. C. (1965): Über die Ameisengäste der Oberlausitz. — Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 40: 1—39.

Josifov, M. (1986): Verzeichnis der von der Balkanhalbinsel bekannten Heteropterenarten (Ins. Het.). — Faun. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden 14: 61—93.

Kempson, D., M. Lloyd & R. Ghelardi (1963): A new extractor for woodland litter. — Pedobiologia 3: 1—21.

Kerzhner, I. M.: New or little-known Heteroptera from Mongolia and adjacent regions of the USSR. II. Dipsocoridae, Reduviidae. — Insects of Mongolia 2: 72—79.

Linnavuori, R. (1951): Studies on the family Cryptostemmatidae. — Ann. Ent. Fenn. 17: 92—103.

Linnavuori, R. (1952): Studies on some Palearctic Hemiptera. — Ann. Ent. Fenn. 18: 181—187.

Linnavuori, R. (1958): Fam. Cryptostemmatidae Bg. — In Stichel, W., Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen. II. Europa, Bd. 3: 5—8 und 352. Selbstverlag, Berlin.

Melber, A. (1987): Eine verbesserte Bodenfalle. — Abh. Naturw. Ver. Bremen 40: 331—332.

Ossiannilsson, F. (1963): Tillägg till Sveriges heteropterfauna (Hem.). — Ent. Tidskr. 84: 12—14.

Poppius, B. (1910): Neue Ceratocombiden. — Öfv. Fin. Vet.-Soc. Förh. 52A: 1—14.

Reuter, O. M. (1891): Monographia Ceratocombidarum orbis terrestris. — Acta Soc. Sci. Fenn. 19: 1—27.

Ribes, J. (1986): Cita d'un representant de la familia Ceratocombidae Dohrn, 1859, sensu Stys, 1970 (Ins. Het.) a la peninsula Iberica. — Misc. Zool. 10: 382—384.

Southwood, T. R. E. & D. Leston (1959): Land and Water Bugs of the British Isles. — 436 pp., Frederick Warne, London.

Stys, P. (1958): *Ceratocombus* (*Xylonannus*) *kunsti* n. sp. — a new species of Dipsocoridae from Czechoslovakia (Heteroptera). — Acta Soc. Ent. Cechoslov. 55: 372—379.

Stys, P. (1970): On the morphology and classification of the family Dipsocoridae s. lat., with particular reference to the genus *Hypsipteryx* Drake (Heteroptera). — Acta ent. bohemoslov. 67: 21—46.

Vinokurov, N. N., V. B. Golub, E. V. Kanyukova, I. M. Kerzhner & G. P. Tshernova (1988): Heteroptera (Hemiptera). — In Lehr, P. A. (ed.), Keys to the Insects of the Far East of the USSR, Vol. 2.: 727—930. Nauka, Leningrad.

Wagner, E. (1961): Heteroptera — Hemiptera. — In Brohmer, P., P. Ehrmann & G. Ulmer (Hrsg.), Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 4, Lief. 3, Heft Xa: 172 pp., Quelle & Meyer, Leipzig.

Wagner, E. (1967): Wanzen oder Heteroptera. II. Cimicomorpha. — In Dahl, F. (Hrsg.), Die Tierwelt Deutschlands, Bd. 55: 179 pp., Gustv Fischer, Jena.

Wagner, E. & H. H. Weber (1967): Die Heteropterenfauna Nordwestdeutschlands. — Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 37: 5—35.

Dr. Albert Melber, Lehrgebiet Zoologie—Entomologie, FB Biologie, Universität Hannover, Herrenhäuser Str. 2, D-3000 Hannover 21.

Dipl.-Biol. Richard Köhler, II. Zoologisches Institut der Universität, Abt. Ökologie, Berliner Str. 28, D-3400 Göttingen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 247—292	Bonn, Juli 1992

Nabidae (Insecta: Heteroptera) aus Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan[1])

Izyaslav M. Kerzhner

Abstract. 36 species of Nabidae are reported on, including 17 from Nepal, 28 from North India and 6 from North Pakistan. New species: *Nabis nepalensis* (Nepal), *Alloeorhynchus himalayensis* (N. India, N. Pakistan), *A. maculosus* (N. E. India, Sumatra), *A. fuscescens* (Nepal, Vietnam), *Phorticus martensi* (Nepal), *Ph. schawalleri* (Nepal), *Ph. simplicipes* (Nepal), *Ph. harrisi* (S. India). New name: *Nabis hsiaoi* for *N. nigrovittatus* Ren, 1981, non Sahlberg, 1878. Specific status given to *Alloeorhynchus pallipes* Reuter & Poppius, 1909 (established as a variety of *A. vinulus* Stål). New synonymies: *Gorpis annulatus* Paiva, 1919 = *G. yunnanus* Hsiao, 1964; *G. elegans* Poppius, 1914 = *G. minor* Hsiao, 1964; *Stenonabis tibialis* Distant, 1904 = *S. taiwanicus* Kerzhner, 1970 and *S. bannaensis* Hsiao, 1981; *Himacerus assamensis* Paiva, 1919 (sp. dist., not syn. of *H. mussooriensis*) = *H. xizangensis* Ren, 1988; *H. mussooriensis* Distant, 1909 = *Aptus kunmingus* Hsiao, 1981; *Alloeorhynchus notatus* Distant, 1919 = *A. flavoceps* Hsiao, 1981. Lectotypes of 6 species are designated. A key to Nabidae of Nepal, N. India and N. Pakistan is given. Some little known species are redescribed.

Key words. Insecta, Heteroptera, Nabidae, new records, new species, new synonymies, India, Nepal, Pakistan.

Einleitung

Die Arbeit umfaßt Literaturangaben und Resultate über Nabidae aus Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan südlich bis zur Linie Peshawar—Faisalabad—Delhi—Fluß Yamuna—Fluß Ganga — 25° nördlicher Breite. Das Gebiet umfaßt den Himalaya (mit Ausnahme der zu China gehörigen Teile, deren Fauna in den Arbeiten von Ren 1981, 1988a, 1988b behandelt ist, die benachbarte Niederung und die angrenzenden Gebirge in Nord-Pakistan und Nordost-Indien.

Aus Nepal sind bisher 4 Nabiden-Arten gemeldet: *Nabis palifer*, *N. capsiformis* (Kerzhner 1981, nach brieflicher Mitteilung von Prof. Dr. R. Remane), *Prostemma carduelis*, *P. flavomaculatum* (Pant 1953; Kerzhner & Strommer 1990). Die Ausbeute von Prof. Dr. J. Martens (1970, 1973, 1980, 1983, 1988) und zusätzliches Material aus verschiedenen Museen erhöhen die Zahl der in Nepal gefundenen Arten auf 17, darunter 5 Arten, die für die Wissenschaft neu sind. Prof. Dr. R. Remane hat mir liebenswürdigerweise eine Liste der von ihm im Jahre 1964 auf einer Reise von Kathmandu bis zum Mount-Everest-Massiv gesammelten Nabiden und auch einige Zeichnungen zugesandt; sein Material habe ich leider nicht gesehen.

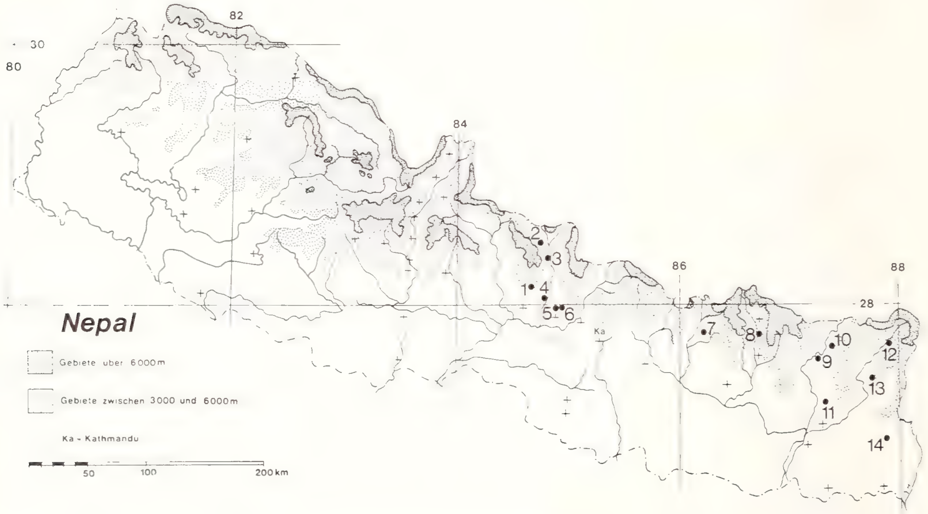
Aus Nord-Indien wurden bisher 18 Nabiden-Arten nachgewiesen (Stål 1873; Distant 1904, 1909; Reuter 1908; Paiva 1919; Harris 1939, 1940b; Pant 1953; Kerzhner 1963, 1970, 1981; Kerzhner & Strommer 1990). Weitere 10 Arten, darunter zwei für die Wissenschaft neue, habe ich in verschiedenen Museen gefunden.

---

[1]) Results of the Himalaya Expeditions of J. Martens, No. 179. — For No. 178 see: Stuttgarter Beitr. Naturk. (A) 479, 1992. — J. M. sponsored by Deutscher Akademischer Austauschdienst and Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Aus Nord-Pakistan sind hier 6 Arten gemeldet, darunter war eine schon früher bekannt (Kerzhner 1987), eine mißbestimmt (Hoberlandt 1960).

Folgende Abkürzungen bezeichnen die Museen, in welchen das Material (einschließlich einiger Typen und Vergleichsmaterials aus anderen Gebieten) aufbewahrt ist (die Kuratoren, die das Material zugesandt haben, in Klammern): BISH — B. P. Bishop Museum, Honolulu (K. Arakaki), BMNH — British Museum (Natural History), London (Dr. W. R. Dolling), CAS — California Academy of Sciences, San Francisco (Dr. P. H. Arnaud, Jr.), FMNH — Finnish Museum of Natural History, Helsinki (Dr. A. Jansson), HNM — Hungarian National Museum of Natural History, Budapest (Dr. T. Vásárhelyi), IRSN — Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles (Dr. A. Capart), IZAS — Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing (Dr. Liang Aiping), LEID — Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (Dr. P. H. van Doesburg, Jr.), MCSN — Museo Civico di Storia Naturale, Trieste (Dr. G. Alberti), NMP — Národni Museum, Prag (Dr. L. Hoberlandt), NRS — Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm (Dr. P. Lindskog), SEH — Sammlung von E. Heiss, Innsbruck, UNAM — Instituto de Biología, Universidad Nacional Autonoma de Mexico (Dr. H. Brailovski A.), USNM — U. S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (Dr. Th. J. Henry), ZIL — Zoological Institute, Academy of Sciences of Russia, St. Petersburg, ZIS — Zoological Institute, Bulgarian Academy of Sciences (Dr. M. Josivov), ZFMK — Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn (Dr. K.-H. Lampe). Die Fundorte in Nepal, soweit sie die Aufsammlungen von Dr. Martens betreffen, sind in der Karte dargestellt. Auf allen Abbildungen Maßstäbe = 0.2 mm.



Karte: Fundorte der Nabidae der Expeditionen von J. Martens in Nepal. 1) Darondi Khola unterhalb Barpak (*Nabis palifer* Seidenstücker); 2) Chuling Khola (*Nabis hsiaoi* Kerzhner); 3) Gorlabesi/Dobhan (*Himacerus assamensis* [Paiva]); 4) Arughat Bazar (*Alloeorhynchus notatus* Distant); 5) Ankhu Sangu (*A. notatus* Distant); 6) Thorpu/Kordunje (*A. distanti* Harris); 7) Berg Chordung (*Nabis hsiaoi* Kerzhner); 8) Lughla (*N. himalayensis* Ren); 9) Mure/Hurure (*Phorticus schawalleri* n. sp.); 12) Pahakhola/Karmarang (*Himacerus assamensis* [Paiva]); 11) Basantapur/Hille (*Nabis palifer* Seidenstücker); 12) Gunsa (*N. himalayensis* Ren); 13) Kabeli Khola/Tada Khola (*Alloeorhynchus fuscescens* n. sp., *Phorticus simplicipes* n. sp.); 14) Mai Pokhari (*Phorticus martensi* n. sp.).

Bestimmungsschlüssel der in Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan vorkommenden Nabiden

1 (2) 2. Rostrumglied so kurz wie 1., 3. Glied länger als alle restlichen insgesamt. Cuneus durch eine deutliche Fraktur abgesetzt. Lateralrand des Coriums convex gerundet (Unterfamilie Velocipedinae, *Scotomedes* Stål 1873). Schwarz, Corium mit 2 weißen Flecken. Länge 9—10 mm .... *Scotomedes alienus* (Distant)

2 (1) 2. Rostrumglied viel länger als 1., 3. Glied kürzer als alle restlichen insgesamt. Cuneus nicht abgesetzt. Lateralrand des Coriums bei makropteren Tieren gerade oder ein wenig eingebuchtet.

3 (42) Kragen des Pronotums deutlich abgetrennt und in seiner ganzen Länge gleich breit. Vorderschenkel (mit Ausnahme von *Gorpis*) ohne schwarze Dörnchen (Unterfamilie Nabinae).

4 (13) Vorderschienen stark gebogen und deutlich kürzer als die Vorderschenkel, auf der Spitze ohne Anhang (Fossa spongiosa). Ventralseite der Vorderschenkel mit 2 Reihen von schwarzen Dörnchen (*Gorpis* Stål 1859).

5 (6) Vordere Coxal-Gelenkpfannen hinten offen. Länge 10—10.5 mm .... *Gorpis zhangmuensis* (Ren)

6 (5) Vordere Coxal-Gelenkpfannen hinten geschlossen.

7 (10) Proximalwinkel des Pronotums mit einem Lateralauswuchs. Die ganze oder fast die ganze Membran glänzend und durchsichtig. Stets makropter.

8 (9) Lateralauswüchse des Pronotums kurz, dreieckig, hell. Länge 13.5 mm .... *Gorpis humeralis* (Distant)

9 (8) Lateralauswüchse des Pronotums sehr lang, stachelförmig, oben schwarz. Länge 9.5—11 mm .... *Gorpis longispinins* Harris

10 (7) Proximalwinkel des Pronotums ohne Auswuchs. Membran bis zum Apex des Coriums matt und undurchsichtig.

11 (12) Pronotum länger als breit. Clavus und Corium schmutzig-gelbbraun oder -grünlichbraun, fast einfarbig. Makropter und brachypter. Länge 7.2—10 mm .... *Gorpis annulatus* Paiva

12 (11) Pronotum breiter als lang. Clavus rot bis braunschwarz, Corium gelblichweiß mit roter, braunroter oder fast schwarzer Zeichnung. 5.5—6.6 mm .... *Gorpis elegans* Poppius

13 (4) Vorderschienen gerade oder sehr schwach gebogen, wenig kürzer als die Vorderschenkel, auf der Spitze mit einer Fossa spongiosa. Ventralseite der Vorderschenkel ohne schwarze Dörnchen.

14 (15) Bei der einzigen im Himalaya-Gebiet vorkommenden Art Vorder- und Mittelbeine mit langen Stacheln, Ocellen berühren einander, Hinterschienen des Männchens proximal mit einer behaarten Verdickung. (*Arbela* (Stål 1866). Länge 5.4—5.9 mm .... *Arbela nitidula* Stål)

15 (14) Beine ohne Stacheln. Ocellen getrennt. Hinterschienen ohne Verdickung.

16 (27) Abdomen ventral ohne Naht zwischen Connexivum (ventralen Laterotergiten) und Sterniten, dabei Länge des Tieres mehr als 8 mm, Hinterlobus des Pronotums undeutlich punktiert.

17 (22) Hinterlobus des Pronotums deutlich punktiert (*Stenonabis* Reuter 1890).

18 (19) Klauen proximal stark gekrümmt, mit einem abgerundeten Basalzahn (Abb. 9). Makropter (dann mit pechschwarzen Halbdecken) oder brachypter. Länge der makropteren Tiere 7.1—7.5, der brachypteren 6—6.4 mm .... *Stenonabis funebris* (Distant)

19 (18) Klauen gleichmäßig gekrümmt, ohne Basalzahn. Stets makropter, Halbdecken nicht pechschwarz.

20 (21) Schienen ohne braune Ringe. Hinterschenkel apical hell. Länge 7.9—8.5 mm .... *Stenonabis tagalicus* (Stål)

21 (20) Schienen (mindestens die vordere und mittlere) mit zahlreichen braunen Ringen. Hinterschenkel apical dunkelbraun. Länge 6.7—7.8 mm .. *Stenonabis tibialis* (Distant)

22 (17) Hinterlobus des Pronotums unpunktiert. .... (*Himacerus* Wolff 1811)

23 (26) 1. Fühlerglied länger oder etwa so lang wie Kopf, 2. Glied viel länger als Pronotum.

24 (25) Hinterlobus des Pronotums gelb, mit unregelmäßigen dunkelbraunen Flecken. Ventralseite des Abdomens gelb. Länge 10—11 mm .... *Himacerus pulchrus* Ren

25 (24) Hinterlobus des Pronotums braun, mit kleinen gelben Flecken. Ventralseite des Abdomens dunkelbraun. Länge 10—11 mm .... *Himacerus assamensis* (Paiva)

26 (23) 1. Fühlerglied kürzer als Kopf, 2. Glied so lang wie Pronotum. Ventralseite des Abdomens braun, beim Weibchen beiderseits des Ovipositors gelb. Länge 8.5—9 mm .. .. *Himacerus mussooriensis* (Distant)

27 (16) Abdomen ventral mit einer deutlichen Naht oder Rinne zwischen Connexivum und Sterniten, falls nicht (*N. himalayensis*), dann Körper kürzer als 8 mm und Hinterlobus des Pronotums ohne deutliche Punktierung. (*Nabis* Latreille 1802).

28 (33) Halbdecken verkürzt, erreichen die Abdomenspitze nicht, Membranen der gegenseitigen Halbdecken überdecken sich nicht oder nur ein wenig (bei allen dazu gehörenden Arten ist die makroptere Form unbekannt).

29 (30) Halbdecken höchstens 2mal länger als Scutellum, mit geradem Hinterrand. 2. und 3. Segmente des Connexivums heller als die restlichen Segmente. Länge 6—7.2 mm.. .... *Nabis himalayensis* Ren

30 (29) Halbdecken mehr als 3mal länger als Scutellum, mit abgerundetem Hinterrand. Segmente des Connexivums etwa gleich gefärbt.

31 (32) Halbdecken überragen die Mitte des Abdomens nicht. Membran sehr klein, ohne Adern, überragt die Coriumspitze nicht. Connexivum einfarbig gelb bis schwarz. Länge 6—6.9 mm .... *Nabis hsiaoi* n. nom.

32 (31) Halbdecken überragen weit die Mitte des Abdomens. Membran viel größer, mit deutlichen Resten der Adern, überragt weit die Coriumspitze. Connexivum braun, mit hellen Flecken in den hinteren Winkeln der Segmente. Länge 5.5 mm .... *Nabis nepalensis* n. sp.

33 (28) Halbdecken vollentwickelt oder (*N. chinai*, submakroptere Tiere von *N. palifer* und *N. punctatus*) fast vollentwickelt, erreichen oder überragen die Abdomenspitze, die gegenseitigen Membranen überdecken eine die andere vollständig oder fast vollständig.

34 (35) Grüngefärbt. Paramere und Vagina (Abb. 55—56). Länge 6.2—8.2 mm .... *Nabis indicus* (Stål)

35 (34) Nicht grün.

36 (37) Segmente des Connexivums braun, mit gelbem Fleck im vorderen äußeren Winkel. Vagina (Abb. 49). Länge 6.5—7 mm .... *Nabis chinai* Kerzhner

37 (36) Connexivum einfarbig gelb, selten (bei *N. punctatus* aus den Hochgebirgen) mit einem braunen Querstreifen am Vorderrand der Segmente.

38 (41) 1. Fühlerglied kürzer als Kopf, etwa so lang wie Abstand zwischen Clypeusspitze und Mitte der Ocellen oder noch kürzer. Pronotumbreite 1.5—1.9 mm. Hinterlobus des Pronotums und Halbdecken matt oder schwach glänzend. Mittelschenkel deutlich dicker als Hinterschenkel.

39 (40) Außenrand der Paramere eckig (Abb 57). Vagina mit 1 Parietaldrüse (Abb. 58). Länge 7—8.5 mm .... *Nabis palifer* Seidenstücker

40 (39) Außenrand der Paramere gleichmäßig abgerundet (Abb. 59). Vagina mit 2 Parietaldrüsen (Abb. 60). Länge 5.5—8.7 mm .... *Nabis punctatus* A. Costa

41 (38) 1. Fühlerglied etwa so lang wie Kopf, deutlich länger als Abstand zwischen Clypeusspitze und Mitte der Ocellen. Pronotumbreite 1.05—1.4 mm. Hinterlobus des Pronotums und Halbdecken stark glänzend. Mittelschenkel etwa so dick wie Hinterschenkel. Paramere und Vagina (Abb. 61—62). Länge 7—9.5 mm .... *Nabis capsiformis* Germar

42 (3) Kragen des Pronotums mehr oder weniger undeutlich abgetrennt, in der Mitte breiter als an den Seiten. Ventralseite der Vorderschenkel (mit Ausnahme von *Alloeorhynchus corallinus* und *Phorticus simplicipes*) mit 1—3 Reihen von schwarzen Dörnchen (Unterfamilie Prostemmatinae).

43 (62) Pronotum glänzend.

44 (55) Vorder- und Mittelschenkel von fast gleicher Form und mit fast gleicher Bewaffnung: entweder mit Mittelvorsprung und 2 Reihen von schwarzen Dörnchen distal von diesem Vorsprung oder (*A. corallinus*) ohne Vorsprung und nur mit groben schwarzen Borsten in der ganzen Länge (*Alloeorhynchus* Fieber 1860).

45 (46) Schenkel ohne Vorsprung. Körper rot, nur Membran, Scutellum (mindestens zum Teil) und manchmal zum Teil die Halbdecken schwarz. Länge 9—11 mm .... *Alloeorhynchus corallinus* (Stål)

46 (45) Vorder- und Mittelschenkel nahe der Mitte mit einem zahnartigen Vorsprung.

47 (48) Ventralseite des Abdomens schwarz, nur Connexivum mit gelben Flecken. Länge 5 mm .... *Alloeorhynchus distanti* Harris

48 (47) Ventralseite des Abdomens vorwiegend gelb, mit braunen Querstreifen auf dem Connexivum und manchmal auch mit zum Teil braunen Sterniten.

49 (50) Vorderschenkel vor den zwei Reihen von schwarzen Dörnchen ohne schwarze borstentragende Tuberkel. Clavus schwarz, Corium proximal gelb. Connexivum mit einem breiten braunen Querstreifen nahe der Mitte. Länge 4.4—6.8 mm .... *Alloeorhynchus himalayensis* n. sp.

52 (51) Vorderschenkel vor den zwei Reihen der schwarzen Dörnchen (oder fast in der vorderen Reihe) mit 3—4 Tuberkeln, die eine lange Borste tragen. Entweder sowohl Corium als auch Clavus, oder nur der äußere Teil des Coriums proximal gelb.

53 (56) Sowohl Corium als auch Clavus proximal gelb.

54 (55) Corium im Mittelteil ohne gelben Fleck oder mit einem undeutlichen. Connexivum mit 4 braunen Querstreifen. Länge 4.5—5.5 mm . *Alloeorhynchus notatus* Distant

55 (54) Corium im Mitteldrittel mit einem zentralen gelben Fleck. Connexivum mit einem breiten braunen Querstreifen nahe der Mitte. Länge 4.8—5.1 mm .... *Alloeorhynchus maculosus* n. sp.

56 (53) Nur der äußere Teil des Coriums proximal gelb. Länge 5.3—5.5 mm .... *Alloeorhynchus fuscescens* n. sp.

57 (46) Vorder- und Mittelschenkel ohne deutlichen Vorsprung in der Mitte. Nur die Vorderschenkel mit schwarzen Dörnchen (*Prostemma* Laporte 1832).

58 (59) Hinterlobus des Pronotums und Scutellum schwarz. Länge 5.6—6.7 mm .... *Prostemma flavomaculatum* Lethierry

59 (58) Hinterlobus des Pronotums und Scutellum rot.

60 (61) Ventralseite des Meso- und Metathorax schwarz oder dunkelbraun (bisweilen Mesothorax rötlich in der Mitte). Innerer Winkel der Membran mit weißem Fleck. Corium proximal weißlich oder gelblich, mit braunen Adern. Länge 7.8—9.8 mm .... *Prostemma carduelis* Dohrn

61 (60) Ventralseite des Meso- und Metathorax rot oder gelbrot. Innerer Winkel der Membran ohne weißen Fleck. Corium proximal rot, mit roten Adern. Länge 6.5—7.6 mm .... *Prostemma fasciatum* (Stål)

62 (43) Pronotum matt (*Phorticus* Stål 1860)

63 (64) Vorderschenkel ohne Vorsprung und ohne schwarzes Dörnchen. Vorderschienen ohne schwarze Dörnchen, distal schwach verbreitert. Pronotum braun bis schwarz, Hinterlobus lateral breit gelb. Länge 4.2 mm .... *Phorticus simplicipes* n. sp.

64 (63) Vorderschenkel nahe der Mitte mit einem Vorsprung, distal vom Vorsprung mit 1—2 Reihen von schwarzen Dörnchen. Vorderschienen am Ventralrand mit schwarzen Dörnchen, distal stark verbreitert. Hinterlobus des Pronotums einfarbig braun bis schwarz oder nur in der Mitte gelb.

65 (70) Brachypter (makroptere Form unbekannt).

66 (67) Dorsalseite des Abdomens mit einem gelben oder roten Längsstreifen. Rudimente der Halbdecken vollständig weiß. Länge 2.35—3.45 mm *Phorticus abdominalis* Harris

67 (66) Abdomen vollständig schwarz. Rudimente der Halbdecken zum Teil schwarz.

68 (69) Rudimente der Halbdecken fast 3mal länger als Scutellum, mit gut bemerkbaren Adern am Corium und Clavus und deutlichen Resten der Membran. Ocellen vorhanden. Vorderschenkel mit 1 Reihe von schwarzen Dörnchen. Länge 3.5 mm .... *Phorticus martensi* n. sp.

69 (68) Rudimente der Halbdecken nur 1.6mal länger als Scutellum, ohne Adern und Membran. Ocellen fehlen. Vorderschenkel mit 2 Reihen von schwarzen Dörnchen. Länge 4.5 mm .... *Phorticus schawalleri* n. sp.
70 (65) Makropter.
71 (72) Nur Kragen des Pronotums gelb. Gelber Basalfleck der Halbdecken klein. Apex des Coriums nicht gelb. Vorderschienen mit 12—14 schwarzen Dörnchen. Länge 2.4—3 mm .... *Phorticus cingalensis* Distant
72 (71) Auch Vorderlobus und in der Regel die Mitte des Hinterlobus des Pronotums gelb. Gelber Basalfleck der Halbdecken groß. Apex des Coriums gelb. Vorderschienen mit 6—7 schwarzen Dörnchen. Länge 2.6—3 mm........ *Phorticus varicolor* Distant

Die einzelnen Arten

Scotomedes alienus (Distant, 1904)

1904 *Godefridus alienus* Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 329, fig. 213.
1931 *Velocipeda aliena*, — Esaki, Kontyû, 5: 75, fig. 1.
1964 *Scotomedes alienus*, — Hsiao, Acta zootaxon. sin., 1: 287, fig. 10.
1981 *Scotomedes alienus*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: fig. 1, 4, 52—55.

Literaturangaben: Nord-Indien: Umg. von Tura, Meghalaya (Paiva 1919).

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Myanmar, Indochina, Süd-China, Taiwan.

Gorpis (Oronabis) zhangmuensis (Ren, 1981)

Abb. 1—4

1981 *Oronabis zhangmuensis* Ren, Insects of Xizang, 1: 173, 183, fig. 11

Material: Nord-Indien, Uttar Pradesh: 1 ♂ (BMNH), W. Almora, Kumaon, H. G. Champion leg.; 1 ♀ (USNM), Unyal gaon, 5550 ft, Saklana Tehri Garhwal, beating trees, 13. VI. 1946, J. K. Uniyal leg.

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, China (Tibet).

Besprechung: Unterscheidet sich leicht von G. (*O.*) *brevilineatus* (Scott 1874), der zweiten Art der Untergattung. Die Punktierung des Hinterlobus des Pronotums ist deutlich gröber als bei *G. brevilineatus*, die Punkte sind größer, tiefer und nicht so zahlreich. Corium gelb, mit einem schmalen Längsstreifen in der Mitte und einem anderen Apicaldrittel rot, Apex des Coriums, ein Fleck an der Mitte des Außenrandes und ein kleinerer an der Mitte des vorderen Innenrandes braun (bei *G. brevilineatus* Corium fast einfarbig gelb oder bräunlichrot). Matter undurchsichtiger Proximalteil der Membran unterscheidet sich deutlich von dem glänzenden Distalteil und bildet hinten eine Mittelfortsetzung (Abb. 4), bei *G. brevilineatus.* Unterschiede nicht so deutlich und das matte Teil hinten mit einer tiefen Einbuchtung (Abb. 5). Seiten des Meso- und Metathorax ohne schwarzen Fleck. Auch die Genitalia zeigen in beiden Geschlechtern gute Unterschiede (vgl. Kerzhner 1981, Abb. 142—147).

Gorpis (Gorpis) humeralis (Distant, 1904)

1904 *Dodonaeus humeralis* Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 399, fig. 255.
1908 *Dodonaeus humeralis*, — Reuter, Mém. Soc. ent. Belg., 15: 95.
1930 *Gorpis humeralis*, — Harris, Philipp. J. Sci., 43: 422.

Literaturangaben: Nord-Indien: Mungphu, Sikkim (Distant 1904); Kurseong (Reuter 1908).

Gesamtverbreitung: Nord-Indien.

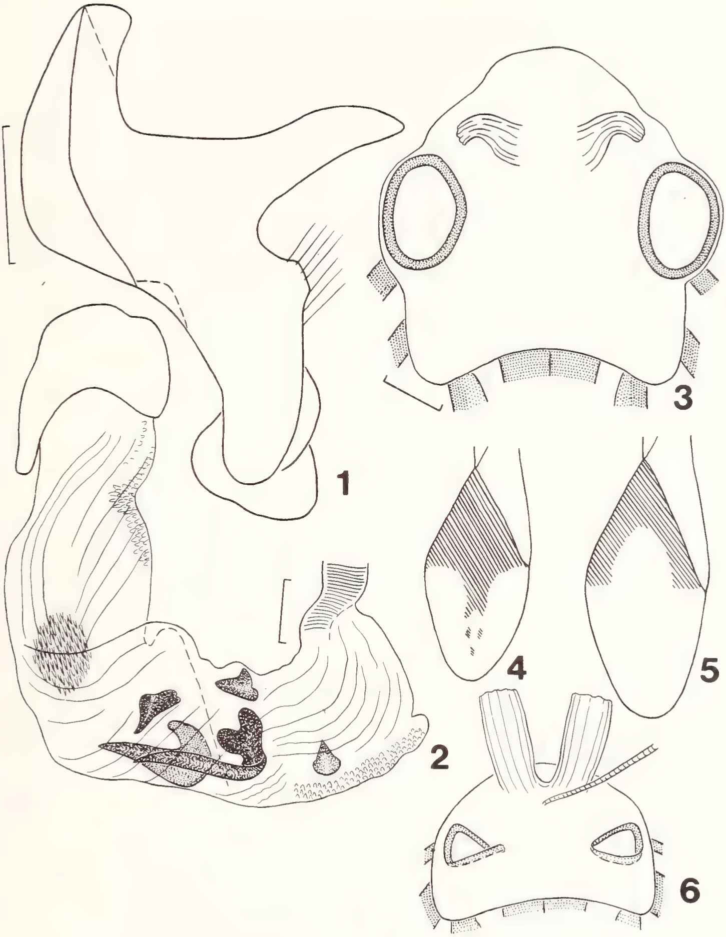


Abb. 1—6: *Gorpis* spp. — 1—4) *G. zhangmuensis* (Ren), 5) *G. brevilineatus* (Scott), 6) *G. annulatus* Paiva (Paratypus von *G. yunnanus* Hsiao). — 1) Paramere von außen, 2) Aedeagus; 3, 6) Vagina von oben; 4, 5) Distalteil der Halbdecken (undurchsichtiger Teil der Membrane gestrichelt).

Gorpis* (*Gorpis*) *longispinis Harris, 1939

1939 *Gorpis longispinis* Harris, Philipp. J. Sci., 69: 147, fig. 1 e.
1981 *Gorpis longispinis*, — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 547, textfig. 1678, 1696, pl. 83, fig. 810.

Literaturangaben: Nord-Indien: Naini Tal, Uttar Pradesh (Harris 1939).
Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Süd-China (Guangdong, Guanxi).

Gorpis (*Gorpis*) *annulatus annulatus* Paiva, 1919

1919 *Gorpis annulatus* Paiva, Rec. Ind. Mus., 16: 370, pl. 36, fig. 4.
1964 *Gorpis yunnanus* Hsiao, Acta ent. sin., 13: 78, 85, fig. 3 [syn. n.].
1970 *Gorpis annulatus annulatus*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 290, fig. 6.
1981 *Gorpis yunnanus*, — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 548, textfig. 1697, pl. 83, fig. 813.

Literaturangaben: Nord-Indien: Umg. von Tura, Meghalaya (Paiva 1919).

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Myanmar, Süd-China, Malaysia. Eine weitere Unterart, *G. a. brevipennis* Kerzhner 1970, in Sumatra.

Besprechung: Bei der Festlegung der Synonymie untersuchte ich 2 Paratypen von *G. yunnanus* (makroptere Weibchen; IZAS).

Gorpis (*Gorpis*) *elegans* Poppius, 1914

1914 *Gorpis elegans* Poppius, Tijdschr. Ent., 56, suppl.: 181.
1951 *Gorpis deliensis* Naezer, Treubia, 21: 115, fig. 1.
1964 *Gorpis minor* Hsiao, Acta ent. sin., 13: 77, 84, fig. 2 [syn. n.].
1970 *Gorpis elegans*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 293.
1981 *Gorpis minor*, — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 549, textfig. 1700, pl. 83, fig. 814.

Material: Nord-Indien: 1 ♂ (HNM), Sukna, 180 m, Darjeeling Dist., netted, 22. V.1980, G. Topál leg.

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Süd-China, Indochina (unveröffentlichte Angaben), Sumatra.

Besprechung: Beschreibung und Abildungen von *G. minor* sind ausreichend, um die Synonymie festzustellen.

Arbela nitidula (Stål, 1860)

1860 *Nabis nitidula* Stål, Freg. Eug. resa, 3: 261.
1866 *Arbela nitidula*, — Stål, Hemiptera africana, 3: 43.
1904 *Lorichius umbonatus* Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 402, fig. 257.
1938 *Arbela nitidula*, — Harris, Ann. Mag. nat. Hist. (11), 11: 567, 582, 584, fig. 2c, 2d.
1964 *Arbela yunnana* Hsiao, Acta ent. sin., 13: 79, 86, fig. 5a, 5b.
1981 *Arbela nitidula*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 134, fig. 159—163.

Literaturangaben und Material:Nepal: 1 ♂ 1 ♀ (CAS), Chisapani Garhi Dist., 3 mi. N. Hitaura, 510 m, 25. IX. 1960, H. Brydon leg. Nord-Indien: „Nord-Indien" (Reuter 1908); 1 ♀ (BMNH), Purnea, W. Bengal, 6. VIII. 1907, C. Paiva leg.; 1 ♂ (USNM), Dum Duma, Assam, 22. IV. 1943, D. E. Hardy leg.

Gesamtverbreitung: In der orientalischen Region von Indien und Sri Lanka bis zu den Solomon-Inseln.

Stenonabis funebris (Distant, 1904)

Abb. 8—14

1904 *Nabis funebris* Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 401.
1970 *Stenonabis funebris*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 330, fig. 33.

Literaturangaben und Material: Nord-Indien: Sikkim (Distant 1904); 1 bra-

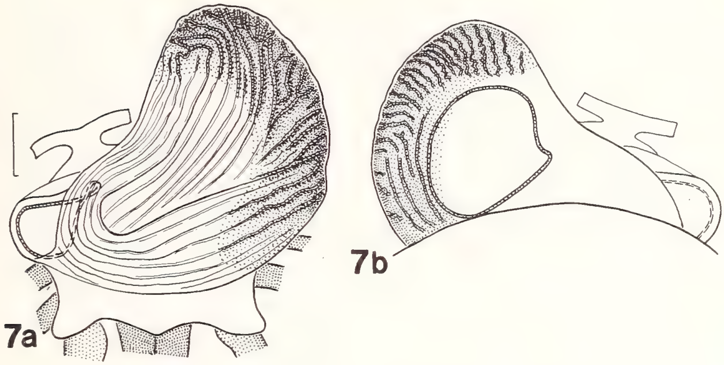


Abb. 7: *Stenonabis javanus* (Poppius), Lectotypus, Vagina. — a) von oben, b) von unten.

chypteres ♂ (BMNH), Sikkim, Gopaldhara, Rungbong Valley, H. Stevens leg.; 1 brachypteres ♀ (BMNH), Kurseong, 4700 ft., 25. III. 1910, F. Gravely leg. Ich untersuchte außerdem den Lectotypus (Kerzhner 1970, als „Type"), ein makropteres ♂ (BMNH) aus Myanmar, ein früher erwähntes (Kerzhner 1970) makropteres ♀ aus Myanmar und 1 brachypteres ♀ (FMNH) aus Sumatra mit folgender Zettelaufschrift: „Sumatra, Mte. Singalang, Luglio 1878, O. Beccari", „Mus. Civ. Genova", „*Nabis limbatus* Dahlb."; dieses letzte Weibchen ist ohne Zweifel das Stück, das Reuter (1908, S. 108) als zu einer neuen Art gehörend angesehen hat.

Beschreibung der brachypteren Form: Äußerlich der früher bekannten makropteren Form sehr unähnlich, doch die vollständige Übereinstimmung im Bau der Klauen, der männlichen und weiblichen Genitalia zeigt deutlich, daß sie zu derselben Art gehören. Früher habe ich (Kerzhner 1970) die von Dr. R. Linnavuori gemachten Zeichnungen der Parameren in situ von *S. funebris* und *S. tibialis* veröffentlicht. Die herauspräparierten Parameren zeigen dazu kleine Unterschiede.

Bei den brachypteren Tieren von *S. funebris* zeigen die Fühler nur einen braunen Ring nahe der Spitze des 2. Gliedes (bei den makropteren Tieren mit vielen braunen Ringen auf dem 1. und 2. Glied); Halbdecken bräunlichgelb mit gelbem Außenrand (bei den makropteren Tieren pechschwarz), Dorsalseite des Abdomens gelb mit 3 braunen Längsstreifen (bei makropteren Tieren Mediotergite braun mit 2 schmalen gelblichen Längsstreifen), dunkle Ringe auf den Schienen relativ bleich, sehr undeutlich. Ocellen gut ausgebildet. Halbdecken stark verkürzt, mit sehr kleinen Rudimenten der Membran. Bei den brachypteren Tieren Länge und Breite des Pronotums 1.33—1.41 und 1.29—1.34 mm, Länge des Körpers ♂ 6, ♀ 6.4—6.7, Breite ♂ 1.7, ♀ 1.9—2 mm.

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Myanmar, Sumatra.

Besprechung: Die brachypteren Tiere von *S. funebris* sind dem nach 1 ♀ aus Java bekannten *S. javanicus* Poppius, 1914 sehr ähnlich. Diese letzte Art unterscheidet sich aber leicht durch einfache, gleichmäßig gekrümmte Klauen, ein wenig größere Rudimente der Membran und ganz anderen Bau der Vagina (Abb. 7). Das von

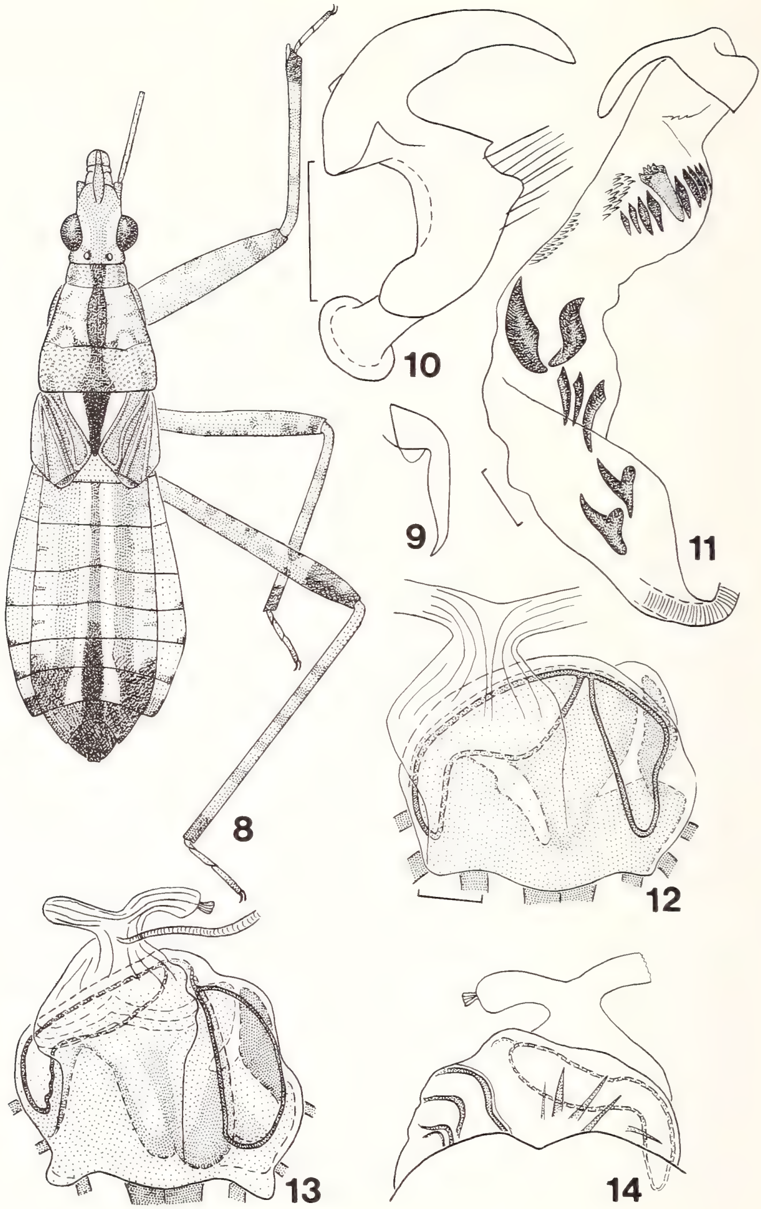


Abb. 8—14: *Stenonabis funebris* (Distant), brachyptere Form (8—12 — Indien, 13—14 — Sumatra). — 8) Weibchen, 9) Klaue, 10) Paramere von außen, 11) Aedeagus, 12—13) Vagina von oben, 14) Vagina von unten.

mir (Kerzhner 1970) mit Verdacht zu *S. javanus* gestellte ♂ von den Philippinen gehört wahrscheinlich zu einer neuen Art.

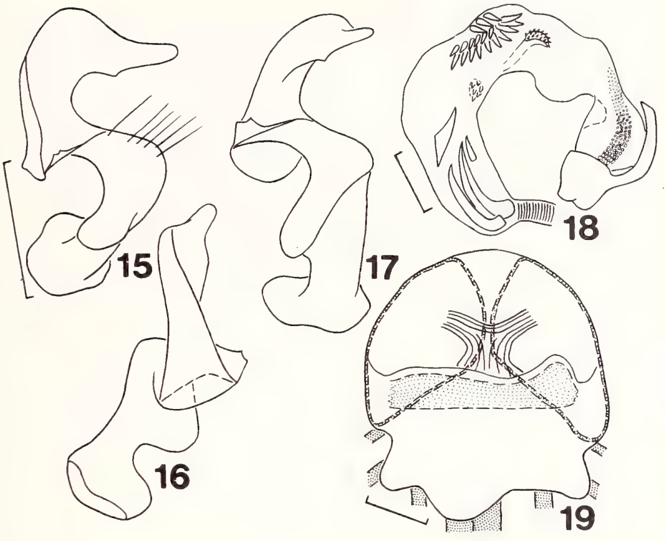


Abb. 15—19: *Stenonabis tibialis* (Distant). — 15—17) Paramere von außen, unten und innen, 18) Aedeagus, 19) Vagina von oben.

Stenonabis tagalicus tagalicus (Stål, 1860)

1860 *Nabis tagalicus* Stål, Freg. Eug. resa, 3: 261.
1908 *Reduviolus* (*Stenonabis*) *tagalicus*, — Reuter, Mém. Soc. ent. Belg., 15: 107.
1930 *Nabis* (*Stenonabis*) *tagalicus*, — Harris, Philipp. J. Sci., 43: 419, fig. 1 b.
1970 *Stenonabis tagalicus tagalicus*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 326, fig. 29.

Material: Nepal: 1 ♂ (USNM), Royal Chitwan National Park, black light, 820 ft, 31. X. 1977, G. F. Hevel leg.

Gesamtverbreitung: Nepal, Myanmar, Thailand, Vietnam, Philippinen. Eine in der Paramerenform unterschiedliche Unterart, *A. t. linnavuorii* Kerzhner, 1970, ist aus Indien (Rajasthan) beschrieben.

Stenonabis tibialis (Distant, 1904)

Abb. 15—19

1904 *Nabis tibialis* Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 400.
1970 *Stenonabis tibialis*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 328, fig. 31.
1970 *Stenonabis taiwanicus* Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 323, fig. 27 [syn. n.].
1981 *Stenonabis bannaensis* Hsiao, Acta ent sin., 24: 67, 71, fig. 10 [syn. n.].
1981 *Stenonabis bannaensis*, — Hsiao et al., Dandb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 553, textfig. 1703, 1707, pl. 84, fig. 820.

Material: Nord-Indien: 3 ♀ (ZIL), New Delhi, 15.—28. IX. 1958, Aleksandrov leg.; 1 ♂ (USNM), ebenda, 1. XI. 1967, K. E. Gibson leg.; 2 ♀ (USNM), ebenda, 21. X. 1959, R. I. Sailer leg.; 2 ♀ (BMNH), Pusa, Bihar, at light, 9. und 10. IX. 1915,

C. S. Misra leg.; 1 ♀ (BMNH), ebenda, at light, 5. VIII. 1909, „H. L. D." leg.; 2 ♀ (BMNH), Gopaldhara, Darjeeling, 3440—4720 ft., 5. und 31. X. 1919, H. Stevens leg.

Gesamtverbreitung: Sri Lanka, Indien, Süd-China (Yunnan), Taiwan.

Besprechung: Bei Festlegung der Synonymie untersuchte ich den Lectotypus (Kerzhner 1970, als „Type") von *N. tibialis* (♂ von Peradeniya, Sri Lanka, in BMNH), den Holotypus von *S. taiwanicus* (♀ aus Taiwan, in ZIL), sowie weitere Exemplare aus Sri Lanka, Indien und Indochina (diese letzteren werden in einer besonderen Arbeit besprochen). Der Holotypus von *S. bannaensis* blieb mit leider unzugänglich. *S. tibialis* gehört zur Verwandtschaft von *S. venosus* Poppius, 1913 (Java), unterscheidet sich leicht durch den Bau der männlichen und weiblichen Genitalia (vgl. Kerzhner 1970, fig. 24). Eine weitere, zur Zeit noch unbeschriebene, nahestehende Art bewohnt die Philippinen. Die weiblichen Genitalia dieser Art sind von mir (Kerzhner 1970, fig. 25d) falsch unter dem Namen *S. leytensis* Kerzhner veröffentlicht worden.

Himacerus (*Himacerus*) *assamensis* (Paiva, 1919), sp. dist.

Abb. 20—25

1919 *Nabis assamensis* Paiva, Rec. Ind. Mus., 16: 371, pl. 34, fig. 6.
1988 *Himacerus xizangensis* Ren, Insects of Mt. Namjagbarwa Region of Xizang: 112, 119, fig. 2 [syn. n.].

Literaturangaben und Material: Nepal: 1 ♂ (ZFMK), Gorkha/Dhading Distr., Gorlabesi — Dobhan, 1000—1100 m, Schlucht-Mischwald, 30. VII. 1983, J. Martens & W. Schawaller leg.; 2 Larven (ZFMK), Sankhua Sabha Distr., between Pahakhola and Karmarang, 1500—1800 m, cultural land, bushes, 4. VI. 1988, J. Martens & W. Schawaller leg.; 5 ♀ (SEH, ZIL), Trisuli Khola, Dhunche, 2000—2200 m, 27. IX, 15.—21. X. 1982, Holzschuh leg.; auch Prof. Dr. R. Remane hat diese Art in Nepal gesammelt. Nord-Indien: Umg. von Tura, Meghalaya (Paiva 1919); 1 ♀ (BMNH), „Loonbengalow, adult on A. pindrow", 1. X. 1960.

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Nepal.

Beschreibung der Larve (♀, letztes Stadium): Schwarz, mit kleinen rötlichgelben Flecken, kurz anliegend hell behaart. Kopf schwarz. Fühler gelb, 1. und 2. Glied mit undeutlichen bräunlichen Ringen, 3. und 4. Glied bräunlich. Rostrum braun, 2. Glied nahe der Basis und an der Spitze mit gelbem Ring. Pronotum schwarz, mit einer hellen Mittellinie, die nach hinten bis zum 1. Segment des Abdomens zieht, und beiderseits mit je zwei rötlichgelben Flecken. Die Einsätze des Scutellums und der Halbdecken schwarz, mit rötlichgelben Flecken und Streifen. Dorsalseite des Abdomens schwarz, beiderseits der Mitte mit einem unterbrochenen rötlichgelben Längsstreifen, Segmente des Connexivums mit einem gelben Fleck im äußeren Vorderwinkel. Unterseite schwarz, Abdomen mit zwei gelben Längsstreifen. Schenkel gelblich, mit zahlreichen braunen Flecken. Schienen gelb, an der Basis und auf der Spitze breit dunkelbraun, in der Mitte mit einem hellbraunen breiten Ring. Tarsen gelb, 1. Glied vollständig, 2. Glied an der Basis und in der Spitzenhälfte braun.

Länge des Kopfes 1.4, Breite 1.15, Breite des Scheitels 0.5 mm. Länge der Fühlerglieder (1.—4.) 1.25, 2.05, 1.90, 1.60 mm. Länge des Pronotums 1.45, Breite 1.95 mm. Einsätze der Halbdecken erreichen den Vorderteil des 3. Abdomensegmentes. Abdo-

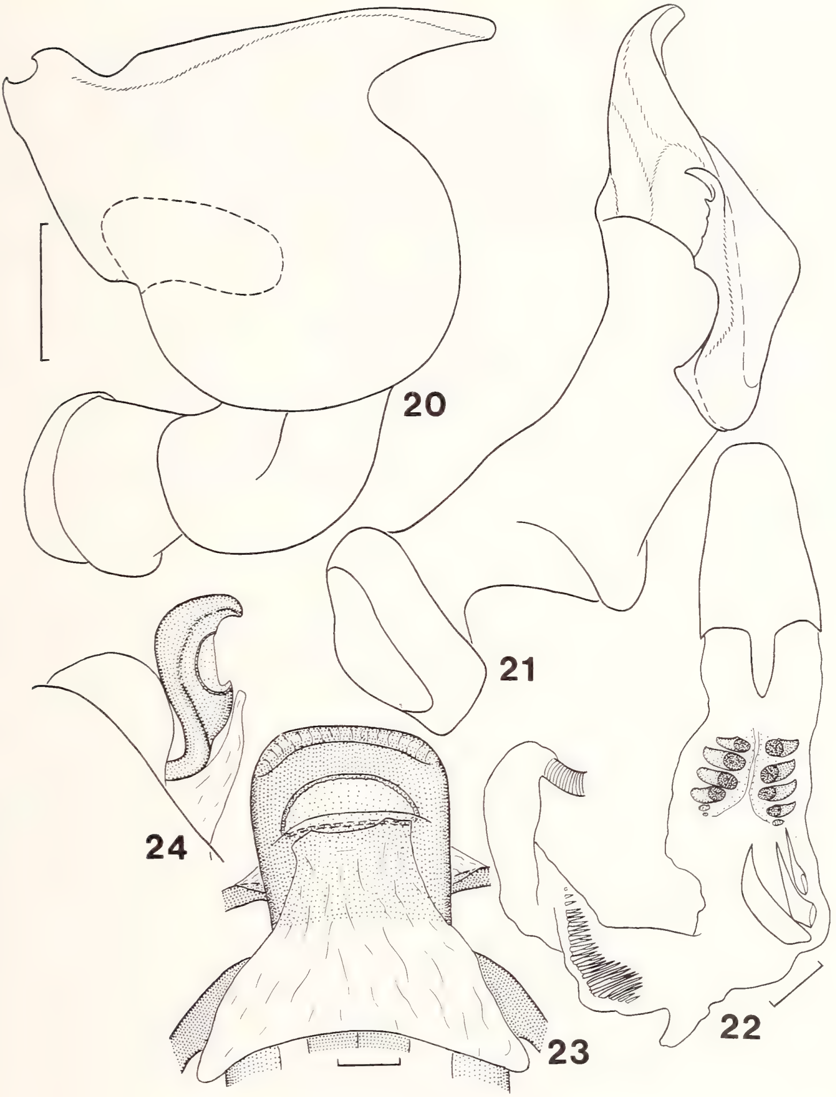


Abb. 20—24: *Himacerus assamensis* (Paiva). — 20—21) Paramere von außen und von unten, 22) Aedeagus, 23—24) Vagina von oben und von der Seite.

men zur Mitte verbreitert. Länge der Hinterschienen 4 mm. Länge des Körpers 8.4, Breite 3.5 mm.

Bei der am selben Ort gefundenen Larve des vorletzten Stadiums Pronotum, Ansätze des Scutellums und der Halbdecken ohne helle Flecken, nur mit einer gelben Längslinie, Dorsalseite des Abdomens nur mit sehr kleinen gelben Flecken, Ventralseite lateral breit weißlichgelb, Länge des Körpers 5.7, Breite 2.7 mm.

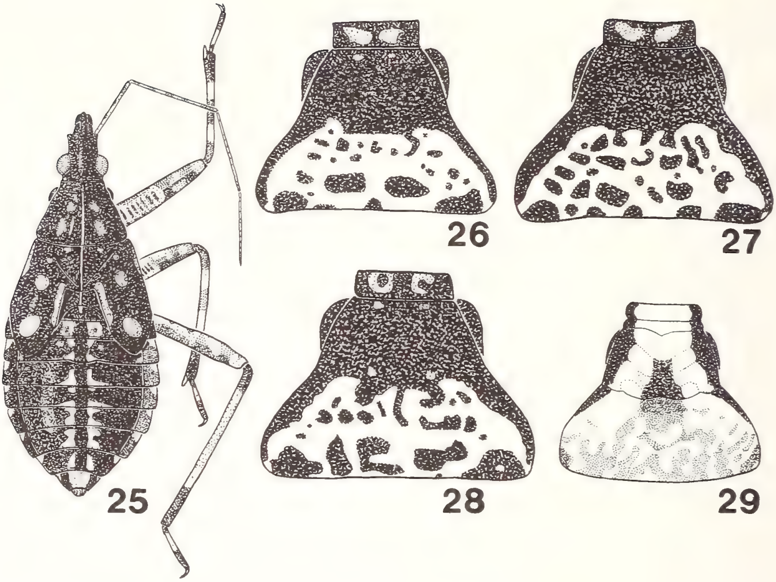


Abb. 25—29: *Himacerus* spp. — 25—28) *H. assamensis* (Paiva), 29) *H. mussooriensis* (Distant). — 25) Larve (letztes Stadium), 26—29) Pronotum.

Besprechung: Schon China (1925) vermutete die Synonymie von *H. assamensis* mit *H. mussooriensis*, und ich (Kerzhner 1970) habe die Synonymie veröffentlicht. Doch sowohl ich als auch China haben damals den echten *H. assamensis* nicht gesehen. Jetzt, da Material von dieser Art vorliegt, ist es klar, daß beide Arten nicht nur gut zu unterscheiden sind, sondern auch zu verschiedenen Untergattungen gehören.

H. assamensis ähnelt der paläarktischen Art *H. apterus* (Fabricius 1798), der Typus-Art von *Himacerus*, hinsichtlich der langen Fühler, der nicht ameisenähnlichen Larven und besonders des Baues der weiblichen Genitalia. Die Unterschiede zu *H. apterus* in Form der Parameren und Bewaffnung des Aedeagus sind beträchtlich, doch auch bei anderen *Himacerus*-Arten (z. B. bei den afrotropischen) sind die männlichen Genitalia sehr unterschiedlich gebaut. Ich stelle darum *H. assamensis* in die Untergattung *Himacerus*.

***Himacerus* (*Himacerus*?) *pulchrus* Ren, 1988**

Abb. 26—28, 30—34

1988 *Himacerus pulchrus* Ren, Insects of Mt. Namjagbarwa Region of Xizang: 111, 119, fig. 1.

Material: Nord-Indien: 1 ♂ 4 ♀ (USNM, ZIL) Unyal gaon, 5500 ft., Saklana Tehri Garhwal, Uttar Pradesh, 6. IV. 1946, J. K. Uniyal.

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, China (Tibet).

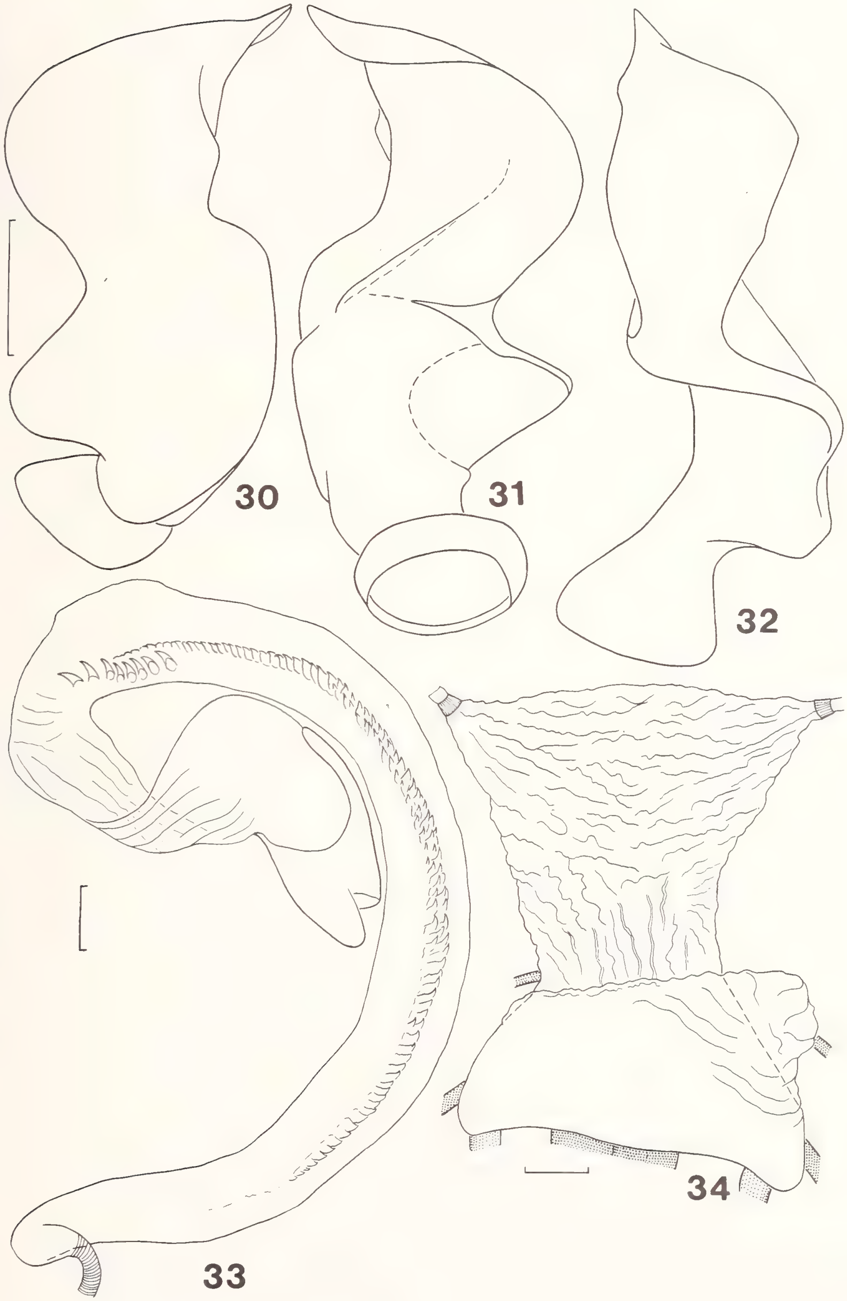


Abb. 30—34: *Himacerus pulchrus* Ren. — 30—32) Paramere von außen, innen und von unten, 33) Aedeagus, 34) Vagina von oben.

Besprechung: Als Nachtrag zur Originalbeschreibung sind hier Abbildungen der männlichen und weiblichen Genitalia gegeben. Die Art unterscheidet sich leicht von allen *Himacerus*-Arten schon äußerlich durch das gelbe Abdomen (nur Connexivum mit braunen Flecken) und durch die sehr veränderliche Zeichnung aus relativ großen schwarzen Flecken auf dem Hinterlobus des Pronotums. Vagina des Weibchens (membranös, ohne Parietaldrüse, ohne gesamten Eileiter) ist der Vagina von anderen *Himacerus*-Arten sehr unähnlich, die Untergattungszugehörigkeit blieb darum unklar.

Himacerus* (*Aptus*) *mussooriensis (Distant, 1909)

Abb. 29, 35—41

1909 *Nabis mussooriensis* Distant, Ann. Soc. ent. Belg., 53: 274.
1910 *Nabis mussooriensis,* — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 5: 218, fig. 120
1964 *Aptus mirmicoides,* — Hsiao, Acta ent. sin., 13: 82 (non Costa, misidentification, see Kerzhner 1981).
1970 *Aptus mussooriensis,* — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 345 (ausgenommen die Synonymie).
1981 *Aptus kunmingus* Hsiao, Acta ent. sin., 24: 69, 71, fig. 12 [syn. n.].
1981 *Aptus kunmingus,* — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 317.
1981 *Aptus mirmicoides,* — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 555, textfig. 1667, 1710 (non Costa, misidentification).
1981 *Aptus kunmingus,* — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 555, fextfig. 1712, pl. 84, fig. 826.

Lectotypus von *N. mussooriensis* (hier designiert): ♂ (nicht ♀, wie in der Originalbeschreibung steht) aus Indien: „Type H. T." (runder Holotypus-Zettel des BMNH), „*Nabis mussooriensis* Dist., type", „United Provinces, Mussoorie", in BMNH.

Literaturangaben und Material: Nepal: 1 ♂ (ZIL), Trisuli Khola, Dhunche, 2200 m, 15.—21. X. 1982, Holzschuh leg.; 1 ♀ (SEH), Arun Valley, Dholikorka, 31. V. 1988, Probst leg. Nord-Indien: Mussoorie (Distant 1909); Kurseong (Kerzhner 1970); 1 ♀ (IRSN), ebenda, P. Braet leg.; 1 ♀ (HNM), ebenda, 18. X. 1967, G. Topál leg. Nord-Pakistan: 2 ♂ 3 ♀ (USNM, ZIL), Murree Hills, III. 1951, M. Qadri, leg.; 1 ♀ (SEH), Nathiagali nw. Murree, 2500—2600 m, 4.—6. VIII. 1981, Heinz leg.

Gesamtverbreitung: Nord-Pakistan, Nord-Indien, Nepal, Myanmar, Süd-China (Sichuan, Yunnan).

Beschreibung der Larve (♀, letztes Stadium, nach einem Stück aus Sichuan, siehe Kerzhner 1981: 150): Sehr ähnlich den Larven des westpaläarktischen *H.* (*A.*) *mirmicoides* (A. Costa 1834), doch größer (Länge 6.5 mm) und mit größeren dunklen Flecken auf den dorsalen Laterotergiten des Abdomens.

Besprechung: Die kurzen Fühler, die ameisenähnliche Larve, der kennzeichnende Bau der weiblichen Genitalia (eine Ampulle zwischen den Eileitern, kleiner sklerotisierter ventraler Auswuchs mit der Parietaldrüse) stellen die Art ohne Zweifel in die Untergattung *Aptus* Hahn 1831. Die Synonymie des aus Süd-China beschriebenen *A. kunmingus* ist nach den veröffentlichten Beschreibungen und Zeichnungen sicher. Zu dieser Art gehören auch die Meldungen des westpaläarktischen *H.* (*A.*) *mirmicoides* (A. Costa 1834) aus Süd-China.

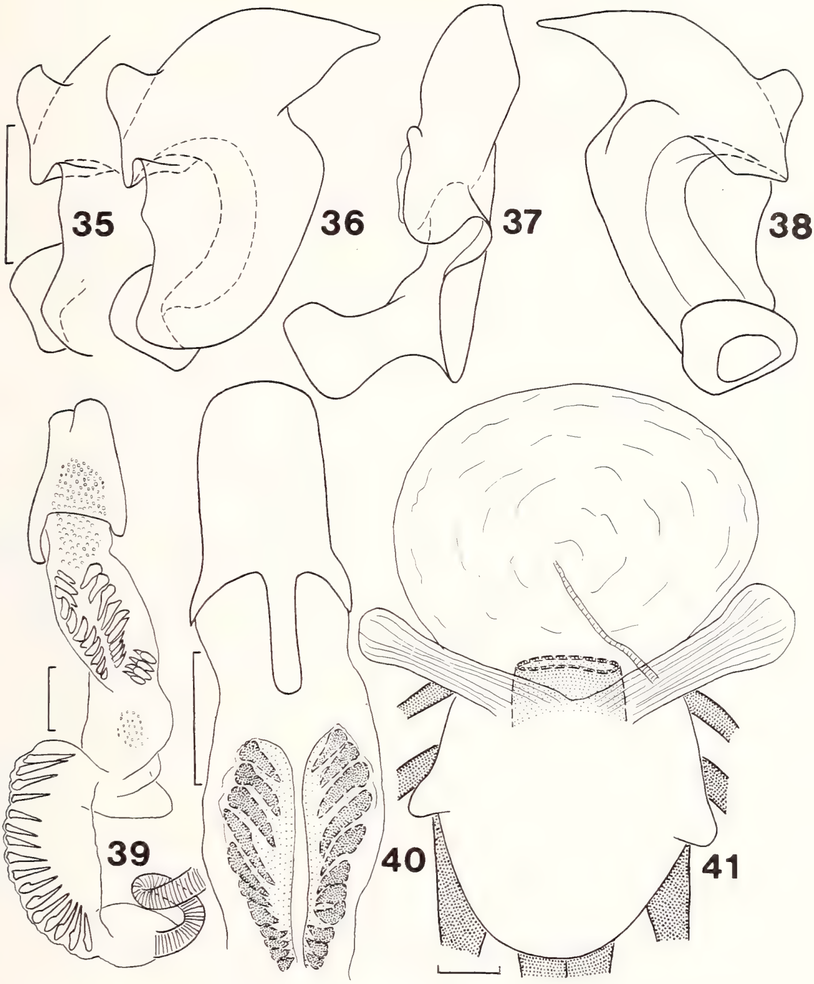


Abb. 35—41: *Himacerus mussooriensis* (Distant). — 35—38) Paramere von außen, von unten und von innen (35 — ♂ von Pakistan, 36—38 — Lectotypus), 39—40) Aedeagus und seine Spitze, 41) Vagina von oben.

Nabis* (*Philobatus*) *christophi Dohrn, 1862

1862 *Nabis christophi* Dohrn, Stettin. ent. Ztg., 23: 210, pl. 1, fig. 7.
1889 *Nabis punctatissimus* Jakovlev, Horae Soc. ent. ross., 24: 249.
1981 *Philobatus christophi*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 180, fig. 240, 263—267.

Die Meldung aus Nord-Pakistan (Hoberlandt 1960, als *N. punctatissimus*) ist auf Falschbestimmung des *N. punctatus* gegründet (siehe diese Art).

Gesamtverbreitung: GUS (Unterlauf der Wolga, Süd-Kasachstan, Nord-Kirgisien), West-China (Xinjiang), Südwest-Mongolei.

Nabis (*Halonabis*) *sareptanus* Dohrn, 1862

1862 *Nabis sareptanus* Dohrn, Stettin. ent. Ztg., 23: 210, pl. 1, fig. 8.
1869 *Nabis marginepunctatus* Jakovlev, Horae Soc. ent. ross., 6: 112.
1981 *Halonabis sareptanus*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 185, fig. 241, 269, 272, 273.

Die Meldung aus „Pakistan" (Kerzhner 1981) gehört zu Süd-Pakistan (1 ♂ 1 ♀ von Karachi in SEH). Das Vorkommen in Nord-Pakistan ist aber nicht ausgeschlossen.

Gesamtverbreitung: Paläarktische Region von Rumänien und Jordanien bis Zentral-Mongolei.

Nabis (*Aspilaspis*) *indicus* (Stål, 1873)

Abb. 55—56

1873 *Coriscus* (*Aspilaspis*) *indicus* Stål, Enum. Hem., 3: 114.
1981 *Aspilaspis indica*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 196, fig. 278, 282—285, 292, 293, 295, 296.

Literaturangaben und Material: Nord-Indien: „India borealis" (Stål 1873); 1 ♂ (UNAM), Aggra, 2. IV. 1986, H. Brailovsky leg. Nord-Pakistan: 1 ♀ (BMNH), Lyallpur (= Faisalabad), light collection, 16. IV. 1929.

Gesamtverbreitung: Libyen, Sudan, Ethiopien, Somali, Saudi Arabia, Yemen, Iran, Afghanistan, UdSSR (Mittelasien), Pakistan, Nord-Indien.

Nabis (subg.?) *chinai* Kerzhner, 1970

Abb. 49

1970 *Nabis chinai* Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 351, fig. 46.

Literaturangaben: Nord-Indien: Mishmi Hills, „Assam", jetzt in Arunachal Pradesh (Kerzhner 1970).

Gesamtverbreitung: Nur von der Typus-Lokalität bekannt.

Besprechung: In der Originalbeschreibung ist die Art in die „*Nabis reuteri* Jak.-Gruppe" (jetzt in der Untergattung *Milu* Kirkaldy, 1907) gestellt. Die weiblichen Genitalia (Abb. 49) zeigen aber, daß die Art zu dieser Gruppe nicht gehört. Eine Verwandtschaft mit den unten besprochenen endemischen Himalaya-Arten von unklarer Stellung ist nicht ausgeschlossen.

Nabis (subg.?) *himalayensis* Ren, 1988

Abb. 42—46

1988 *Nabis himalayensis* Ren, Agricultural insects, spiders, plant diseases and weeds from Xizang, 1: 99, 101, fig. 2.

Material: Nepal: 1 ♂ und 1 Larve (ZFMK), Taplejung Distr., Gunsa, 3000 m, Picea, Larix und Rhododendron, 11. IX. 1983, J. Martens & B. Daams leg.; 1 ♀ (ZFMK), Khumbu, Lughla, 2900 m, 21.—24. X. 1970, J. Martens leg.; 2 ♀ (BMNH, ZIL), 2 mls SE Sikha, 7000—8000 ft., 22. V. 1954, J. Quinlan leg., Nepal Expedition; auch Prof. Dr. R. Remane hat diese Art in Nepal gesammelt.

Gesamtverbreitung: Nepal und angrenzender Teil von China (Jilong in Tibet).

Nachtrag zur Originalbeschreibung: Dunkle Zeichnung variabel, beim untersuchten und hier abgebildeten Männchen besser als bei den Weibchen ausge-

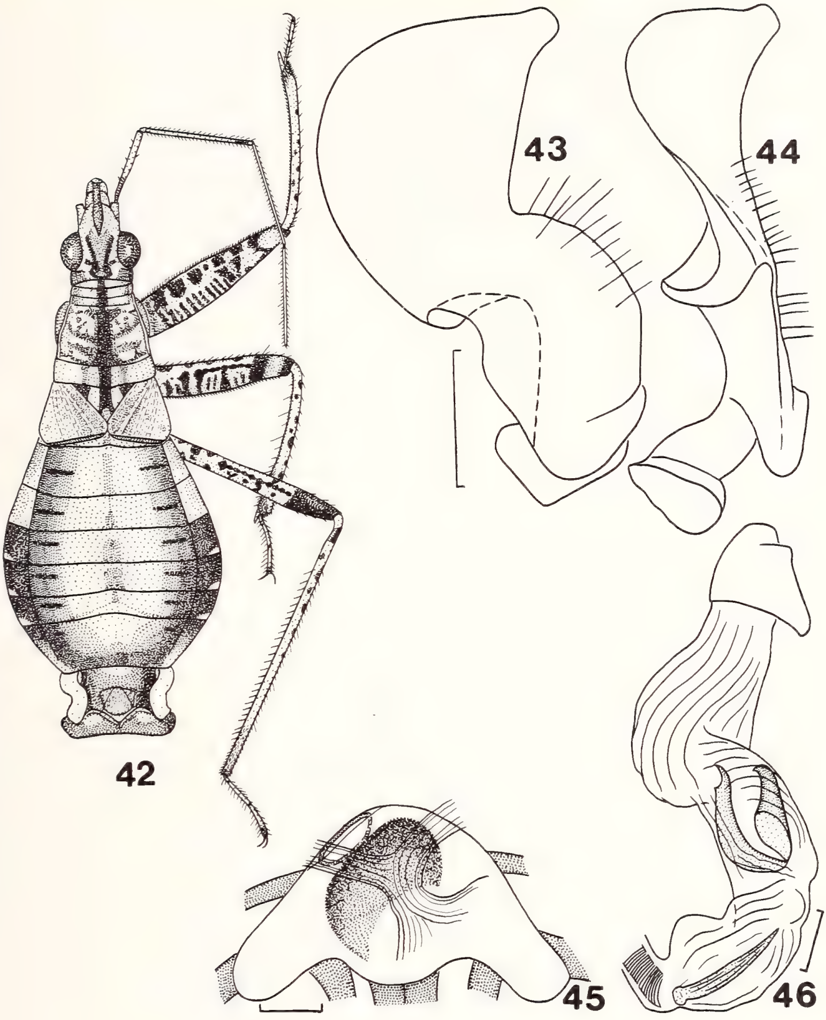


Abb. 42—46: *Nabis himalayensis* Ren. — 42) Männchen, 43—44) Paramere von außen und von unten, 45) Vagina von oben, 46) Aedeagus.

prägt. Ocellen rudimentär, von ihnen bleiben nur glänzende pigmentlose Erhebungen, oder auch diese fehlen. Rostrum erreicht die Mittelcoxen. Hinterlobus des Pronotums mit Querrunzeln in der Mitte oder sehr undeutlich punktiert. Scutellum in den vorderen Winkeln mit sehr großen glänzenden Flächen. Halbdecken stark verkürzt, distal schräg abgeschnitten, erreichen kaum den Hinterrand des 1. Tergites, Gesamtnaht sehr kurz oder fehlt. Clavus und Corium verschmolzen, Adern unverzweigt. Membran rudimentär, bildet einen schmalen Saum am Hinterrand der Halbdecken. Ventralseite der Vorder- und Mittelschenkel mit dichten, kurzen borstenförmigen Härchen. Ventralseite der Vorder- und Mittelschienen mit zwei Reihen von schwarzen Dörnchen. Fossa spongiosa auf den Vorder- und Mittelschienen normal entwickelt.

Abdomen ungefähr in der Mitte stark verbreitert, wobei nicht nur die mittleren Mediotergite, sondern auch die mittleren Laterotergite besonders breit sind. Die Seiten des Abdomens oft nach oben gehoben (für die Abbildung habe ich die Abdomenseiten geradegebogen). Die Naht oder Furche zwischen den Sterniten und ventralen Laterotergiten sehr undeutlich oder fehlend (obwohl bei der Larve an dieser Stelle eine tiefe Rinne vorhanden ist). Drei Paar larvaler Stinkdrüsen. Beiderseits auf den 4.—6. Segmenten des Abdomens je ein rundes dunkelgefärbtes parastigmales Grübchen. Beim Männchen größer als beim Weibchen, außerdem beim Männchen beiderseits je ein hellgefärbtes und mehr medial liegendes Grübchen auf dem 7. Segment, beim Weibchen nicht gefunden (spezielle Präparation nicht durchgeführt).

Paramere relativ groß, Oberteil halbkreisförmig, ohne Überschlagslamelle, Unterteil lamellenförmig verbreitert im Innenwinkel. Aedeagus (beim untersuchten Männchen schwach ausgehärtet!) mit 3 Chitinhaken. Vagina links mit einem kleinen dorsolateralen Parietaldrüsenbezirk, gemeinsamer Eileiter asymmetrisch, in die rechte Hälfte der Vagina mündend, Dorsalseite der Vagina konkav, nahe der Mitte asymmetrisch sklerotisiert.

Länge ♂ 6.0, ♀ 6.2—7.2 mm, Breite ♂ 2.4, ♀ 2.9 mm.

Beschreibung der Larve (♀, vorletztes Stadium): Gelb mit einer braunen, zum Teil roten Zeichnung. Clypeus rötlich. Stirn und Scheitel mit zwei hinten zusammenfließenden braunen Längsstreifen. Seiten des Kopfes vor und hinter den Augen bräunlich. 1. Rostrumglied und Spitze des 2. Fühlergliedes bräunlich. Pronotum mit brauner Zeichnung, in der Mitte mit einer roten Längslinie. Einsatz des Scutellums hellgelb, lateral braun, jener der Halbdecken braun mit wenigen gelben Flecken. Mediotergite des Abdomens braun, in der Mitte (mit Ausnahme des 7. Segmentes) gelb, mit einem sehr schmalen, auf dem 4. und 5. Segment breiteren dunkelroten Streifen. Lateralteil des Abdomens (Connexivum) weißlichgelb, 4.—6. Segmente mit je einem großen braunen Fleck, auf der Dorsalseite ist dieser Fleck von innen rot umrandet. Thorax ventral vorwiegend braun, Abdomen ventral vorwiegend gelb. Schenkel mit zahlreichen braunen Flecken, die hinteren distal braun. Schienen auf der Außenseite mit kleinen braunen Flecken. Spitze der Tarsen braun.

Breite des Kopfes 0.77, des Scheitels 0.36 mm. Länge der Fühlerglieder (1.—4.) 0.60, 1.01, 1.00, 1.02 mm. Länge des Pronotums 0.75, Breite 0.95 mm. Einsätze der Halbdecken ein wenig länger als Einsatz des Scutellums. Abdomen zur Mitte stark verbreitert und gewölbt. Länge der Hinterschienen 2.3 mm. Länge des Körpers 4, Breite 1.75 mm.

Beziehungen: Eine ± tiefe Rinne oder Naht zwischen Sterniten und ventralen Laterotergiten des Abdomens bietet einen guten Unterschied der Gattung *Nabis* zu den Gattungen *Stenonabis* und *Himacerus*. Bei der Imago von *Nabis himalayensis* ist diese Naht so undeutlich, daß man sie als fehlend ansehen kann. Im Bau der Genitalien, besonders in Form der Parameren, stimmt die Art mit *Nabis* überein, ich habe sie darum in dieser Gattung gelassen. Die systematische Stellung innerhalb der Gattung *Nabis* ist unklar. Die große Zahl der parastigmalen Grübchen und die stark verkürzten Halbdecken lassen eine Verwandtschaft mit den Untergattungen *Limnona-*

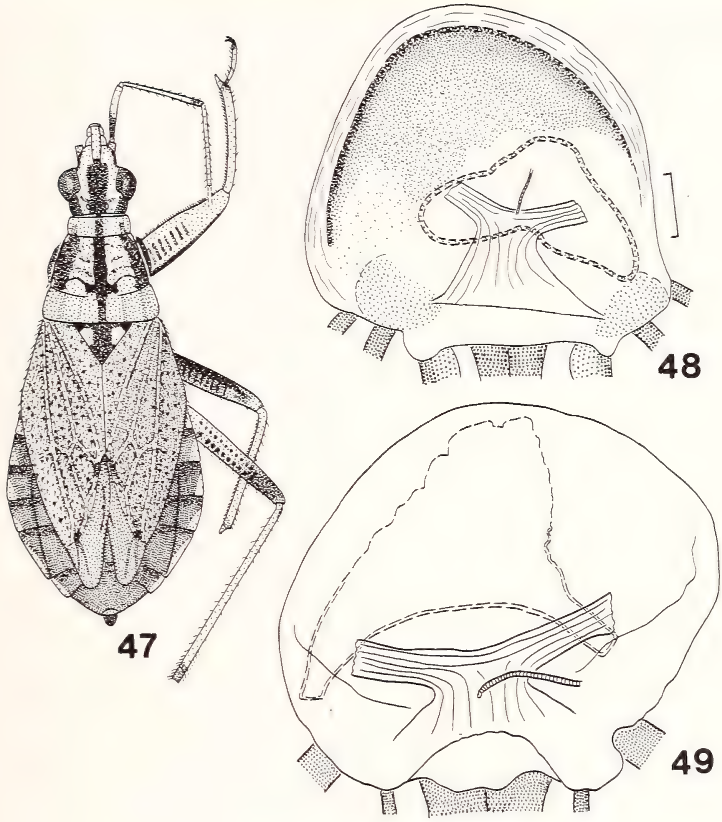


Abb. 47—49: *Nabis* spp. — 47—48) *N. nepalensis* n. sp., 49) *N. chinai* Kerzhner. — 47) Weibchen, 48—49) Vagina von oben.

bis, *Dolichonabis* und *Nabicula* vermuten, doch zu keiner bestehen nähere Beziehungen. Auch die Frage, ob die vier im Himalaya-Gebiet gefundenen Arten unklarer systematischer Stellung miteinander verwandt sind, blieb offen.

Bemerkung: Die von Prof. Dr. R. Remane zugesandten Zeichnungen zeigen einige Unterschiede, insbesondere ist die größere Zahl der sklerotisierten Elemente im Aedeagus nennenswert. Es ist aber möglich, daß beim von mir untersuchten Männchen wegen schwach ausgehärteten Aedeagus diese Elemente unbemerkbar blieben.

Nabis (subg.?) ***nepalensis*** n. sp.

Abb. 47—48

Holotypus: ♀ (BMNH), W. Nepal, Jumla Dist., 12000—14000 ft., V.—VI. 1961, J. Burnet leg., Kanjiroba Himal Exped. 1961.

Diagnose: Unterscheidet sich durch kleine Gestalt, verkürzte, aber relativ lange Halbdecken, sowie durch den Bau der weiblichen Genitalia.

Beschreibung: Körper matt, mit leichtem Ölglanz, besonders am Vorderlobus des Pronotums. Kopf, Pronotum und Scutellum kurz und verstreut, fast unmerklich behaart. Die Härchen auf den Halbdecken silberweiß, mäßig dicht, fast 0.01 mm lang. Färbung gelblich- oder bräunlichgrau, mit dunklerer Zeichnung.

Kopf gelblich, ein breiter Längsstreifen von der Clypeusbasis bis zum Hinterrand des Scheitels, Ventralseite des Kopfes mit Ausnahme von einem kleinen gelben Fleck bei jedem Auge, auch Lateralseiten des Kopfes hinter den Augen schwarz. Rostrum hell. 1. Fühlerglied in der Proximalhälfte verschwommen bräunlich, 2. Glied distal schmal braun. Pronotum schmutziggrau, mit einem dunklen Längsstreifen, der auf dem Vorderlobus breiter und schwarz, auf dem Kragen und Hinterlobus schmäler und bräunlichschwarz ist. Lateralseiten des Vorderlobus schwarz, zwischen den Seiten und dem medialen Längsstreifen eine braune Zeichnung. Scutellum bis zur Spitze mit einem schwarzen Längsstreifen, in Lateralwinkeln mit glatten schwarzen Flecken. Halbdecken schmutziggrau, mit undeutlichen bräunlichen Flecken an der Basis von einigen Härchen und längs der Adern, 2 größere braune Flecke proximal und distal auf der Ader zwischen Corium und Membran. Membran dunkelgrau, mit bräunlichen Rudimenten der Adern. Abdomen dunkelbraun, Hinterwinkel der 3.—7. Segmente und Lateralrand des 8. Segmentes gelb. Thorax lateral mit je einem stellenweise unterbrochenen oder aufgehellten dunklen Streifen. Coxen braun. Trochanteren gelb, mit einem braunen Fleck. Schenkel dunkelgelb, die morphologisch hintere Seite der Vorder- und Mittelschenkel größtenteils schwarz, die morphologisch vordere Seite der Vorderschenkel mit braunen Querstreifen, Hinterschenkel mit Längsreihen von dunklen Flecken, im Distalviertel bräunlich. Schienen gelb, mit ein wenig dunklerer Spitze und einem kleinen braunen Fleck auf dem Knie. Die Vordertarsen gelb, Spitze des 3. Gliedes und Klauen dunkelbraun (Mittel- und Hintertarsen beim Holotypus fehlend).

Länge des Kopfes 1.00, des Auges 0.41, des postokularen Teiles 0.14 mm, Breite des Kopfes 0.89, des Scheitels 0.39 mm. Länge der Fühlerglieder (1.—4.) 0.60, 0.95, 0.80, ? mm. Länge des Pronotums 1.20, darunter des Kragens 0.20, des Vorderlobus 0.65, des Hinterlobus 0.35 mm, Breite des Pronotums vorn 0.70, hinten 1.30 mm. Länge des Scutellums 0.45, Breite 0.60 mm, Länge der Halbdecken 2.80, des Coriums 2.50 mm. Länge der Vorder-, Mittel- und Hinterschenkel 1.70, 1.50, 2.00, ihre Breite 0.45, 0.28, 0.25 mm. Länge der Vorder-, Mittel- und Hinterschienen 1.50, 1.50, 2.40 mm.

Ocellen normal entwickelt. Postokularer Teil des Kopfes mit konvexen, nach hinten ein wenig konvergierenden Seiten. Rostrum erreicht die Mittelcoxen. Hinterlobus des Pronotums relativ flach, unpunktiert. Scutellum in den Lateralwinkeln mit glänzenden glatten Flecken. Halbdecken verkürzt, erreichen die Mitte des letzten Segmentes des Abdomens. Corium und Clavus verschmolzen, doch von der trennenden Naht bleibt eine tiefe Rinne in der Vorderhälfte. Lateralrand der Halbdecken vor der Mitte stumpfwinklig gebogen, Innenrand der Halbdecken entlang der Gesamtnaht dachförmig erhoben. Membranen schmal, proximal ein wenig einander überdeckend, distal zungenförmig, überragen weit die Coriumspitze, Adern rudimentär, bilden keine Zellen. Ventralseite der Vorderschenkel mit dichten kurzen hellen Haaren. Ventralseite der Vorder- und Mittelschienen mit zwei Reihen von schwarzen Dörnchen.

Fossa spongiosa auf den Vorder- und Mittelschienen normal entwickelt. Abdomen zur Mitte stark verbreitert, hauptsächlich infolge der breiteren Laterotergite, Lateralränder des Abdomens nicht nach oben gebogen. Ventrale Laterotergite flach, durch eine tiefe Rinne von den Sterniten abgetrennt. Zahl und Lage der parastigmalen Grübchen ungeklärt.

Vagina groß, dorsoventral abgeflacht, ein wenig asymmetrisch, in der vorderen Hälfte mit sklerotisierten Wänden, Parietaldrüse ventral, relativ nahe zur Basis, asymmetrisch.

Länge des Weibchens 5.5, Breite 2.2 mm.

Beziehungen: Die Untergattungszugehörigkeit dieser Art, von der nur 1 ♀ bekannt ist, blieb ungeklärt. Nach dem Bau der Vagina besteht gewisse Ähnlichkeit zu *N. chinai* und *N. hsiaoi*, deren Stellung auch ungeklärt ist. Nach den verkürzten Halbdecken mit stumpfwinkligem Lateralrand scheint eine Verwandtschaft mit der Untergattung *Nabicula* Kirby, 1837 möglich.

Bemerkung: Im Abdomen des Holotypus war ein Nematode.

Nabis (subg.?) ***hsiaoi*** n. nom.

Abb. 50—54

1981 *Nabis nigrovittatus* Ren, Insects of Xizang, 1: 176, 183, fig. 10, 13 (nom. praeocc., non Sahlberg, 1878).

Material: Nepal: 1 ♀ (ZFMK), Dolakha Distr., Berg Chordung/Jiri, 2900 m, Ende III. 1973, J. Martens leg.; 1 ♀ (ZFMK), Gorkha Dist., Chuling Khola, S. Kalo Pokhari, 3600 m, *Betula*/Moräne, 7. VIII. 1983, J. Martens & W. Schawaller leg.; 1 ♂ (NMP), Distr. Ting-Sang-La, 3800 m, G. Ebert leg.; 3 ♂ 5 ♀ (ZIS, ZIL), Solu Khumbu Distr., Dingboche, 4500 m, 2. XI. 1987, P. Beron leg.; auch Prof. Dr. R. Remane hat diese Art in Nepal gesammelt.

Gesamtverbreitung: Nepal und angrenzender Teil von China (Jilong in Tibet).

Nachtrag zur Originalbeschreibung: Färbung variabel. Die auf 4500 m gefundenen Stücke sind sehr dunkel, Abdomen vollständig oder fast vollständig schwarz, Vorder- und Mittelschenkel oft mit zusammenfließenden schwarzen Flecken. Auch die Größe der rudimentären Membran ist ein wenig variabel. Lateralwinkel des Scutellums mit einem glänzenden glatten Fleck. Ventrale Laterotergite ein wenig gewölbt, durch eine tiefe Rinne von den Sterniten abgetrennt. Drei Paar der larvalen Stinkdrüsenöffnungen auf der Dorsalseite des Abdomens. Parastigmale Grübchen auf den 4.—7. Segmenten des Abdomens, diese auf dem 7. Segment groß, tief und mehr medial, die restlichen vermutlich ± rudimentär.

Paramere mit langem „Schnabel", Überschlagslamelle gut ausgebildet. Aedeagus mit einem großen Chitinhaken und mit einem Feld von sklerotisierten Plättchen. Vagina groß, ventral sklerotisiert und mit einem großen Parietaldrüsenbezirk.

Besprechung: Der Name *Nabis nigrovittatus* Ren ist ein jüngeres primäres Homonym, worauf ich Dr. Ren schon im Jahre 1981 aufmerksam gemacht habe. Da sie inzwischen keine Neubenennung veröffentlicht hat, gebe ich hier der Art einen neuen Namen, und zwar zu Ehren des verstorbenen bekannten chinesischen Hemipterologen Prof. Hsiao Tsai-Yu.

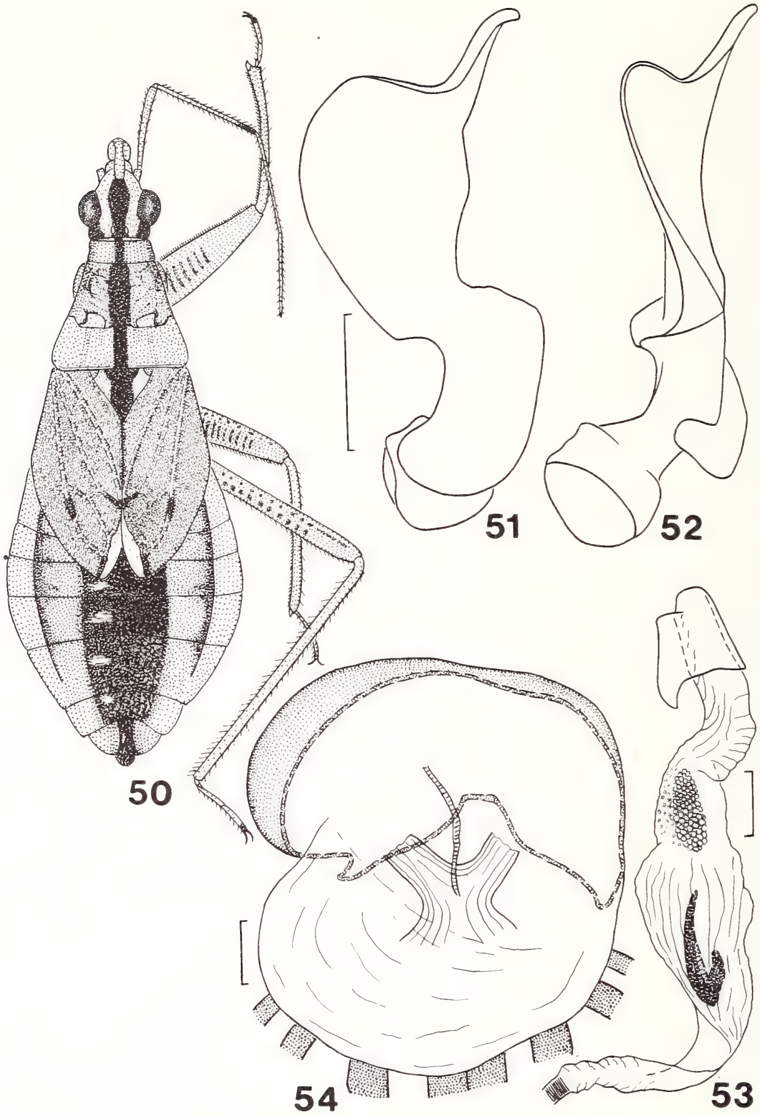


Abb. 50—54: *Nabis hsiaoi* n. nom. — 50) Weibchen, 51—52) Paramere von außen und von unten, 53) Aedeagus, 54) Vagina von oben.

Nabis (*Nabis*) *palifer* Seidenstücker, 1954

Abb. 57—58

1954 *Nabis palifer* Seidenstücker, Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, (B), 19: 127, fig. 1.
1981 *Nabis palifer*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 264, fig. 380, 403, 428, 454, 483, 486.

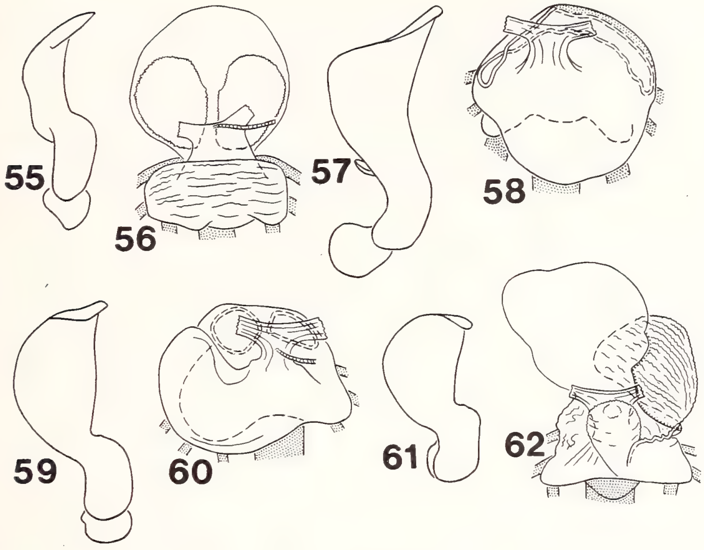


Abb. 55—62: *Nabis* spp. — 55—56) *N. indicus* (Stål), 57—58) *N. palifer* Seidenstücker, 59—60) *N. punctatus mimoferus* Hsiao, 61—62) *N. capsiformis* Germar. — 55, 57, 59, 61) Paramere von außen; 56, 58, 60, 62) Vagina von oben. Alle Abbildungen nach Kerzhner 1981.

Literaturangaben und Material: Nepal: „Nepal" (Kerzhner 1981, nach brieflicher Mitteilung von Prof. Dr. R. Remane); 1 ♀ (ZFMK), Gorkha Dist., Darondi Khola unterhalb Barpak, 1500—1800 m, Kulturland, Gebüsch, 12. VIII. 1983, J. Martens & W. Schawaller leg.; 1 Larve (ZFMK) Dhankuta Dist., zw. Basantapur und Hille, 2100—2300 m, degradiertes Kulturland, 18. IX. 1983, J. Martens & B. Daams leg.; 1 ♂ (CAS), Arun Valley, 5500 ft., 19. VI. 1954, L. Swan leg.; 2 ♀ (SEH), Gebiet von Jumla, H. Franz leg. Nord-Indien: Srinagar, Spiti und Mishmi Hills (Kerzhner 1963, 1981); 1 ♂ (USNM), Dalhousie, Himachal Pradesh, VI. 1957, G. W. Angalet leg.; 6 ♂ 1 ♀ (USNM), ebenda, 17. VI. 1961, P. W. Oman leg.; 1 ♂ (BMNH), Kasauli, 6300 ft., Simla Hills, 15. V. 1908, N. Annandale leg.; 1 ♀ (USNM), Dobhalwalla, 2304 ft., Dehra Dun, Uttar Pradesh, X.—XI. 1945, J. K. Uniyal leg.; 2 ♂ 3 ♀ (BMNH), W. Almora, Kumaon, H. G. Champion leg.; 1 ♀ (BMNH), Mussoorie, about 7000 ft., 20. VI. 1905, Brunetti leg. Nord-Pakistan: 20 und 25 km NE Rawalpindi (Kerzhner 1987); 1 ♀ (MNP), Gilgit, 30. IX. 1970, O. Šterba leg.; 1 ♂ 2 ♀ (MNP), Saali, Indus Valley, 50 km W. of Gilgit, 1300 m, 21. IX. 1970, O. Šterba leg.; 3 ♂ 4 ♀ (MNP), Haramosh Range, Daso (oasis), 2100 m, 19. VIII. 1970, O. Šterba leg.; 1 ♂ (MNP), Haramosh Range, Iakere, 2450 m, 19. VIII. 1970, O. Šterba leg.; 1 ♀ (SEH), Madyan—Swat, Lichtfang, VI.—VII. 1972, Holzschuh leg.

Gesamtverbreitung: Balkan-Halbinsel, Vorder- und Mittelasien bis Afghanistan und Pakistan, östlicher im Gebiet des Himalaya und anliegender Gebirge in Nord-Indien, Nepal und Ost-Tibet.

Bemerkung: Im Gebiet von Ost-Hindukush und Himalaya wurden sowohl makroptere als auch (in den höheren Lagen) submakroptere Tiere gefunden, im restlichen Teil des Areals ist die Art immer makropter.

Nabis (*Nabis*) *punctatus mimoferus* Hsiao, 1964

Abb. 59—60

1847 *Nabis punctatus* A. Costa, Cim. reg. Neap. cent. 2, decas 1—5: 14.
1964 *Nabis mimoferus* Hsiao, Acta ent. sin., 13: 234, 239, fig. 12.
1964 *Nabis feroides lindbergi* Remane, Zool. Beitr. (N. F.), 10: 289, fig. 12.
1981 *Nabis punctatus mimoferus*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 279, fig. 389.

Material: Nord-Pakistan: 1 ♀ (MCSN), Valle Yarchun, 2700—3600 Spedizione Italiana al Karakorum, das von Hoberlandt (1960) als *N. punctatissimus* (= *N. christophi*) bestimmte Stück. Nord-Indien: 1 ♀ (BMNH), Sangcha, N. Kumaon, 14500 ft., H. G. Champion leg.

Gesamtverbreitung der Art transpaläarktisch, von West-Europa und Kanarischen Inseln bis Kamtschatka und Yunnan. Die unscharf begrenzte Unterart bewohnt den Ostteil des Artareals, etwa von Kasachstan und Afghanistan.

Nabis (*Tropiconabis*) *capsiformis* Germar,1838

Abb. 61—62

1838 *Nabis capsiformis* Germar, Silbermann's Rev. Ent., 5: 132.
1964 *Nabis capsiformis*, — Remane, Zool. Beitr. (N. F.), 10: 256, fig. 30 (A—E, G).
1981 *Nabis capsiformis*, — Kerzhner, Fauna SSSR, Nabidae: 294, fig. 398, 419, 446, 511, 513 (hier Synonymie und weitere Literatur).

Literaturangaben und Material: Nepal: „Nepal" (Kerzhner 1981, nach brieflicher Mitteilung von Prof. Dr. R. Remane); 1 ♂ (BMNH), Chutri Gouri, Terai, 26.—27. IV. 1907, „Mus. Collector" leg.; 1 ♀ (UNAM), Meghhavly Terai, Chitwan Nat. Park, 7. IV. 1986, H. Brailovsky leg. Nord-Indien: 1 ♂ (USNM), Dalhousie, VI. 1951, L. W. Angalet leg.; 1 ♂ 1 ♀, ebenda, 18.—19. VI. 1961, P. W. Oman leg.; 1 ♂ (BMHN), Simla, 7000 ft., 12. V. 1908, N. Annandale leg.; 1 ♂ 1 ♀ (BMNH), Dharampur, 5000 ft., Simla Hills, 6.—8. V. 1907, N. Annandale leg.; Chakrata, Jaunsar (Pant 1953); Dehra Dun (Pant 1953); 1 ♂ (BMNH), Bhim Tal, 4500 ft., Kumaon, 22.—27. IX. 1906, N. Annandale leg.; 1 ♀ (BMNH), W. Almora, Kumaon, H. G. Champion leg.; 1 ♀ (BMNH), Sattal, Kumaon, 12. V. 1912; Pusa, Bihar (Pant 1953); 3 ♂ 5 ♀ (BMNH), ebenda, verschiedene Daten und Sammler; 1 ♂ 1 ♀ (BMNH), Chapra, Bihar, Mackenzie leg.; 1 ♀ (BMNH), Gopaldhara, Darjeeling, 3400—4720 ft., 4. IX. 1919, H. Stevens leg.; 1 ♀ (BMNH), Kurseong, 5000 ft., 6. VII. 1908, N. Annandale leg.; 1 ♀ (USNM), Chabua, Assam, 20. II. 1944, D. E. Hardy leg.; 2 ♂ 5 ♀ (BMNH), Manipur, 20. XI. 1906, H. J. Ioalton leg. Nord-Pakistan: 1 ♀ (MNP), Islamabad, Light trap, 5. VIII. 1970, O. Šterba leg.; 2 ♂ (MNP), Rawalpindi Umg., Basal, Kalachitta Range, 9.—14. I. 1956, Chr. Lindemann leg.; 1 ♀ (USNM), Lahore, VII.—VIII. 1957, J. Maldonado Caprilles leg.; 1 ♀ (BMNH), Hazara Dist., Abbottabad, 21. V. 1915, Fletcher leg.

Gesamtverbreitung: Tropische und subtropische Gebiete fast der ganzen Welt, mit Ausnahme von Australien, Neuseeland, einigen pazifischen Inseln und einem Teil von Südamerika.

Alloeorhynchus (*Psilistus*) *corallinus* (Stål, 1873)

1873 *Psilistus corallinus* Stål, Enum. Hem., 3: 109.
1904 *Psilistus corallinus*, — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 395, fig. 251.
1909 *Alloeorhynchus* (*Psilistus*) *corallinus*, — Reuter & Poppius, Acta Soc. Sci. fenn., 37 (2): 47.

Literaturangaben: Nord-Indien: Sikkim (Distant 1904).

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Myanmar, Süd-China, Malayische Halbinsel, Kalimantan.

Alloeorhynchus (*Alloeorhynchus*) *distanti* Harris, 1940

Abb. 76

1909 *Allaeorhynchus* [sic] *collaris* Distant, Ann. Soc. ent. Belg., 53: 374 (nom. praeocc., non Mink, 1859).
1910 *Alloeorhynchus collaris*, — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 5: 218.
1940 *Alloeorrhynchus* [sic] *distanti* Harris, J. Kansas ent. Soc., 13: 117 (nom. n.).

Lectotypus (hier designiert), ♀ aus Nord-Indien: „Type H. T." (runder Holotypus-Zettel des BMNH), „*Alloeorhynchus collaris* Dist., type", „Mus. Collr., Bhim Tal, 4500 ft., Kumaon, 27. IX. 07", „Distant Coll. 1911–393", in BMNH.

Literaturangaben und Material: Nepal: 1 ♀ (ZFMK), Dhading Dist., Thorpu bis Kordunje, 1300–1400 m, 24. VII. 1983, J. Martens & W, Schawaller leg.; Nord-Indien: Bhim Tal, Kumaon (Distant 1909).

Gesamtverbreitung: Nord-Indien, Nepal.

Beziehungen: Nahe verwandt zu *A. nietneri* Dohrn, 1878 (Sri Lanka), unterscheidet sich durch folgende Merkmale: Behaarung länger, Kragen des Pronotums gelb (bei *A. nietneri* braun), gelber Fleck am Grund des Coriums endet etwa am Niveau der Spitze des Scutellums (bei *A. nietneri* zieht sich ein Längsstreifen bis zum hinteren Drittel des Coriums), Connexivum mit 5 schwarzen Querstreifen, nämlich am Hinterrand des 3. und in der Hinterhälfte des 4.–7. Segmentes (bei *A. nietneri* mit einem Fleck auf dem Hinterrand des 3., dem ganzen 4. und dem Innenwinkel des 5. Segmentes und außerdem mit einem Querstreifen am Hinterrand des 7. Segmentes), Ventralseite des Abdomens proximal ohne hellen Fleck (bei *A. nietneri* mit einem großen gelbbraunen Fleck).

Alloeoorhynchus (*Alloeorhynchus*) *himalayensis* n. sp.

Abb. 63–66

Holotypus: ♂ (BMNH), Nord-Indien, Gopaldhara, Darjeeling, X. 1919, H. Stevens leg.

Paratypen: Nord-Indien: 3 ♂ 5 ♀ (USNM, ZIL), Dobhalwalla, 2304 m, Dehra Dun, Uttar Pradesh, under stone, 26. XI. 1945, J. K. Uniyal leg.; 2 ♂ 2 ♀ (BMNH, ZIL), Gopaldhara, Darjeeling, 3440–4720 ft., 30.–31. X. 1919, H. Stevens leg.; 2 ♂ (BMNH), Gopaldhara, Rungbong Valley, 3500 ft., 19. XII. und 23.–25. XI. 1919, H. Stevens leg.; 2 ♀ (BMNH), Gopaldhara, Nepal-Sikkim Frontier, 12. IV., H. Stevens leg. Nord-Pakistan: 1 ♂ (CAS), Taxila (Ruinen NW von Rawalpindi), 550 m, 22. XII. 1961, E. S. Ross & D. Cavagnaro leg.

Diagnose: Gehört in die Verwandtschaft von *A. vinulus* Stål, unterscheidet sich am besten durch den Bau der Paramere (Abb. 66).

Beschreibung: Glänzend, Halbdecken (mit Ausnahme der Membran), Scutellum und Metapleuren matt. Kopf und Pronotum mit hellen borstenförmigen Haaren, Scutellum, Corium und Clavus mit langer heller Behaarung.

Kopf braunschwarz bis schwarz, zur Spitze ein wenig heller. Augen rötlichbraun bis dunkelbraun, kurz behaart. Breite des Kopfes beim ♂ 0.79—0.87, beim ♀ 0.90—0.93 mm, Breite des Scheitels beim ♂ 0.31—0.34, beim ♀ 0.37—0.41 mm. Ocellen groß, weißlich oder rötlich, sehr nahe zum Hinterrand des Scheitels liegend, voneinander etwa 2mal mehr als von den Augen entfernt. Fühler gelb, manchmal zwei letzte Glieder und mindestens die Spitze des 2. Gliedes bräunlich. Länge der Glieder (1.—4.) 0.37—0.46, 0.83—1.00, 0.93—0.97, 0.90—1.10 mm. Rostrum gelb (1. Glied bräunlich bis braun), erreicht die Mittelcoxen, Länge der Glieder (1.—4.) 0.36, 0.79—0.83, 0.60—0.65, 0.25—0.29 mm.

Kragen des Pronotums gelb oder bräunlich, Vorderlobus gelb oder orangefarbig, oft mit einem ± deutlichen großen braunen Fleck, Hinterlobus schwarz. Länge des Pronotums beim ♂ 1.25—1.50, des Kragens 0.15—0.21, des Vorderlobus 0.60—0.78, des Hinterlobus 0.45—0.57 mm, beim ♀ entsprechend 1.53—1.65, 0.15—0.17, 0.78—0.89, 0.57 mm, Breite des Pronotums am Vorderrand beim ♂ 0.57—0.65, beim ♀ 0.68—0.73 mm, am Hinterrand beim ♂ 1.53—1.67, beim ♀ 1.71—1.81 mm. Unterseite des Prothorax braun oder schwarz, mit hellem vorderen äußeren Winkel, des Meso- und Metathorax schwarz. Scutellum schwarz, Länge 0.70—0.81, Breite 0.83—0.93 mm.

Clavus schwarz, Corium schwarz, mit relativ kleinem, zur Spitze in der Regel schmäleren gelben Basalfleck (Abb. 64—65). Membran braun oder schwarz. Adern des Clavus deutlich, in der proximalen ⅔ beiderseits mit einer Reihe von Punkten. Adern des Coriums undeutlich, ohne begleitende Punkte.

Beine gelb, Spitze der Hinterschenkel und der Vorderschienen bäunlich. Vorderschenkel in der Mitte mit einem eckigen Vorsprung, von dem Vorsprung bis zur Spitze mit zwei divergierenden Reihen von kleinen schwarzen Dörnchen, je 11—16 Dörnchen in jeder Reihe, proximal von dem Vorsprung 2—3 sehr kleine schwarze. Vorderschienen zum Distaldrittel verbreitert. Mittelschenkel mit einem Vorsprung und 2 Reihen von kleinen schwarzen Dörnchen. Vordercoxen mit 1, Mittel- und Hintercoxen mit 2 sehr kleinen schwarzen. Länge der Vorder- und Mittelschenkel 1.23—1.50, der Vorder- und Mittelschienen (ohne Fossa spongiosa) 1.07—1.21, der Hinterschenkel 1.54—1.84, der Hinterschienen 1.71—2.10, Breite der Vorderschenkel 0.40—0.49 mm.

Ventralseite des Abdomens gelb, 7.—9. und Hinterrand des 6. Segmentes, ein Fleck in der Mitte des Connexivums (am 4. und Hinterrand des 3. Segmentes) und je ein Längsstreifen zwischen dem Apex des Abdomens und dem Fleck auf dem Connexivum schwarz, der Längsstreifen überragt in der Regel den Fleck auf dem Connexivum nach vorn, und erreicht manchmal den Proximalrand des Abdomens. Hinterwinkel des 5. und 6. Segmentes des Connexivums manchmal bräunlich.

Genitalsegment des Männchens asymmetrisch (größer von links). Paramere (Abb. 66) relativ schmal, Außenrand gerundet.

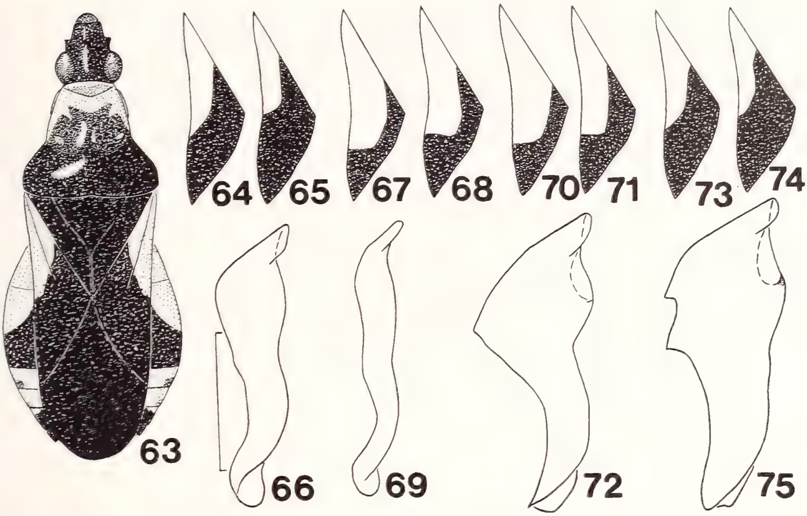


Abb. 63—75: *Alloeorhynchus* spp. — 63—66) *A. himalayensis* n. sp., 67—69) *A. pallipes* Reuter & Poppius, 70—72) *A. vinulus* Stål, 73—75) *A. bicoloratus* Distant. — 63) Männchen aus Pakistan; 64—65, 67—68, 70—71, 73—74) Corium; 66, 69, 72, 75) Paramere von außen.

Länge ♂ 4.4—5.5, ♀ 5.8—6.8 mm, Breite ♂ 1.7—2.1, ♀ 2.2—2.6 mm.

Beziehungen: Die Art gehört zu einem Komplex von nahestehenden Arten, die bisher unter dem Namen *Alloeorhynchus vinulus* Stål zusammengefaßt wurden. Die Arten ähneln sich sehr in der Färbung, Bewaffnung der Beine, Struktur des Aedeagus. Die besten Unterschiede bestehen in der Form der Parameren, dazu kommen noch einige Besonderheiten der Färbung, die mindestens in einigen Fällen für die Unterscheidung der Arten genutzt werden können. Außer *A. himalayensis* kenne ich in dieser Gruppe 3 Arten, die unten besprochen sind.

1. *A. vinulus* Stål, 1864 (= *A. pulchellus* Stål, 1871). Heller Fleck auf dem Corium groß (Abb. 70—71), Distalteil der Hinterschenkel und Vorderschienen braun bis schwarz, Paramere (Abb. 72) breit, mit winklig gebogenem Außenrand. *A. vinulus* ist nach (?einem) Weibchen aus Java aus der Sammlung des „Mus. Helsisngfors" beschrieben (Stål 1864). Der Typus ist vermutlich verschollen, er fehlt sowohl im Zoologischen Museum in Helsinki (Kerzhner 1988) als auch im NRS (Dr. P. Lindskog, briefl. Mitt.). *A. pulchellus* ist von den Philippinen beschrieben (Stål 1871), die Syntypen (zwei Weibchen, nach Mitteilung von P. Lindskog) sind im NRS. Stål (1873) hat selbst *A. pulchellus* in Synonymie von *A. vinulus* gestellt. Obwohl ich die Syntypen von *A. pulchellus* nicht gesehen habe, ist mir die Identität dieser Art ganz klar: auf den Philippinen, woher ich reiches Material habe, ist nur eine Art der *A. vinulus*-Gruppe gefunden worden, und die Originalbeschreibung paßt zu dieser Art in allen Merkmalen. Die Identität von *A. vinulus* ist aber problematisch. Von der hier als *A. vinulus* angesehenen Art untersuchte ich 1 ♂ (ZIL) aus Java (Banyuwangi, Lucht leg.), auch 1 ♀ aus Java im Museum National d'Histoire Naturelle in Paris, das Reuter & Poppius (1909) erwähnt haben, gehört dazu (Dr. J. Péricart, briefl.). Ich untersuchte aber auch 1 ♂ aus Java (falls das Etikett richtig ist), das zu *A. palli-*

pes gehört, und die kurze Originalbeschreibung von *A. vinulus* läßt vermuten, daß auch er zu *A. pallipes* gehört, da Stål die Beine als hellgelb („stramineus") beschrieben hat, ohne Verdunkelung der Hinterschenkel und Vorderschienen zu erwähnen (er erwähnt sie aber in der Beschreibung von *A. pulchellus*). Trotz dieser Zweifel habe ich entschieden, die bisherige Nomenklatur nicht zu ändern und den Namen *A. vinulus* für die im Ostteil der orientalischen Region gewöhnliche Art beizubehalten. Die Art ist weit verbreitet; ich untersuchte Tiere aus Indochina, Süd-China, Taiwan, Philippinen, Sumatra und Java.

2. *A. pallipes* Reuter & Poppius, 1909, stat. n. (= *A. vinulus* var. *pallipes*). Heller Fleck auf dem Corium so groß wie bei der vorigen Art (Abb. 67—68), Beine vollständig hellgelb, Paramere (Abb. 69) sehr schmal, stabförmig. Typus-Lokalität: Trichinopoly (jetzt Tiruchchirrappalli) in Süd-Indien. Holotypus, ein Männchen im Museum National d'Histoire Naturelle in Paris, wurde liebenswürdigerweise von Dr. J. Péricart untersucht und mit meinen Zeichnungen und Notizen verglichen. Ich untersuchte folgende Tiere aus Indien: 1 ♂ (BMNH), Bombay, Dixon leg.; 1 ♂ 2 ♀ (BMNH), Bor Ghat, Dixon leg.; 1 ♀ (BMNH), Poona, 9. III. 1945, D. Leston leg.; 1 ♀ (CAS), Jabalpur, 480 m, Madhya Pradesh, X. 1957, P. S. Nathan leg. Außerdem untersuchte ich 1 ♂ (USNM) mit dem Zettel „Java, 1911, C. V. Piper", da aber keine Funde zwischen Indien und Java bekannt sind, scheint mir der Zettel zweifelhaft (siehe auch Besprechung unter *A. vinulus*).

3. *A. bicoloratus* Distant, 1919. Heller Fleck auf dem Corium klein (Abb. 73—74), wie bei *A. himalayensis*, Distalteil der Hinterschenkel und Vorderschienen hell oder braun, Paramere (Abb. 75) breit, mit zwei spitzen kleinen Auswüchsen am Außenrand. Typus-Lokalität: Nandidrug (Nandi Drug Mount) in Süd-Indien. Ich habe leider den Typus (die Typen) nicht gesehen und da die Originalbeschreibung nicht in allen Merkmalen zu dieser Art paßt, wäre es wünschenswert, meine Bestimmung zu überprüfen. Ich untersuchte folgendes Material aus Zentral- und Süd-Indien: 1 ♀ (BMNH), „N. D." (Nandi Drug), 15. IX., T. V. Campbell Coll.; 2 ♂ 4 ♀ (CAS, ZIL), Jabalpur, 480 m, Madhya Pradesh, IX.—X. 1957, P. S. Nathan leg.; 3 ♀ (BMNH), „C. B." (Chik Ballapur), 16. IX., 16. X., 18. XI., T. V. Campbell Coll.; 1 ♂ (BISH), Santiniketan, Birbhum Dist., W. Bengal, X. 1937, T. C. Maa leg.

A. himalayensis unterscheidet sich von *A. vinulus* und *A. pallipes* schon in der Form des hellen Flecks auf dem Corium. Zur Unterscheidung von *A. himalayensis* und *A. bicoloratus* sind die äußeren Merkmale ungenügend; der Paramerenbau ist aber sehr verschieden.

Bemerkung: In der Arbeit von Distant (1904) gehört die Zeichnung, der Nachweis von Indien (Bor Ghat) und vermutlich die Beschreibung von *A. vinulus* zu *A. pallipes*; der Nachweis aus Palon in Myanmar gehört zu einer neuen Art, die ähnlich wie *A. vinulus* gefärbt ist, aber anders gebaute Vorderschienen hat (ich untersuchte das Tier aus BMNH); die Tier aus Mandalay in Myanmar habe ich nicht gesehen.

Alloeorhynchus (Alloeorhynchus) notatus Distant, 1919

Abb. 77—80

1919 *Alloeorhynchus* [sic] *notatus* Distant, Ann. Mag. nat. Hist., (9), 4: 78.
1970 *Alloeorhynchus notatus*, — Kerzhner, Acta ent. Mus. natn. Pragae, 38: 288.

1981 *Alloeorhynchus flavoceps* Hsiao, Acta ent. sin., 24: 64, 70, fig. 2 [syn. n.].
1981 *Alloeorhynchus flavoceps*, — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 542, textfig. 1677, pl. 82, fig. 798.

Lectotypus von *A. notatus* (hier designiert), ♀ aus Indien: „C. B. [= Chik Ballapur], 12. 12. [Datum], 58 [Nummer]" (diese Angaben, auch bei den Paralectotypen, sind auf der Unterseite des Plättchens, auf dem das Tier angeklebt ist, geschrieben), „Type H. T." (runder Holotypus-Zettel des BMNH), „*Alloeorhynchus notatus* Dist., type", „S. India, T. V. Campbell, 1915—60", im BMNH. Paralectotypen: 2 ♂ und 1 ♀ von demselben Fundort, gesammelt am 12. XII. und 14. II., alle im BMNH.

Holotypus von *A. flavoceps*, ein Weibchen aus Yunnan, wurde von mir nicht untersucht, ist aber gut beschrieben und abgebildet.

Material: Nepal: 1 ♂ 2 ♀ (ZFMK), Dhading Distr., Ankhu Khola Tal, Ankhu Sangu, 650 m, Kulturland/Waldreste, 24./25. VII. 1983, J. Martens & W. Schawaller leg.; 1 ♂ (ZFMK), Gorkha Dist., Arughat Bazar, 600 m, Mangohain, 26. VII. 1983, J. Martens & W. Schawaller leg.

Gesamtverbreitung: Indien, Nepal, Süd-China.

Besprechung: Hsiao (1981) unterschied *A. flavoceps* von *A. notatus* durch zwei Reihen von Dörnchen auf dem Mittelschenkel, einfarbige Membran und dunkle Streifen auf der Ventralseite des Abdomens. Doch alle diese Merkmale sind auch bei den Typen von *A. notatus* vorhanden. Die Tiere aus Nepal (und auch aus Yunnan, nach Hsiaos Beschreibung) sind dunkler als die Tiere aus Süd-Indien (Scutellum und der dunkle Teil der Halbdecken dunkelbraun, nicht hellbraun), sonst, auch im Paramerenbau, habe ich keine Unterschiede gefunden.

***Alloeorhynchus* (*Alloeorhynchus*) *maculosus* n. sp.**

Abb. 81—83

Holotypus: ♀ (USNM), India, Assam, Doom Dooma [= Dum Duma], 19. V. 1943, D. E. Hardy leg.

Paratypus: ♀ (LEID), Sumatra, Baso, X. 1913, E. Jacobson leg.

Diagnose: Nahe verwandt zu *A. notatus* Distant, unterscheidet sich durch die Färbung der Halbdecken und des Connexivums.

Beschreibung: Glänzend, Halbdecken (mit Ausnahme der Membran und eines schmalen Streifens am Außenrand des Coriums), Scutellum und Metapleuren matt. Kopf und Pronotum mit wenigen hellen borstenförmigen Haaren. Scutellum und Proximalteil der Halbdecken (etwa bis zur Spitze des Scutellums) mit sehr kurzen gelben Haaren, der restliche Teil von Clavus und Corium mit deutlich längeren und gröberen braunen Haaren.

Kopf gelb oder bräunlichgelb. Augen braun, kurz behaart. Länge des Kopfes (ohne Hals und Rostrum) 0.63, Breite 0.76—0.79, Breite des Scheitels 0.26—0.29 mm, Scheitel 1.03—1.20mal breiter als Auge. Ocellen groß, weißlich, berühren den Hinterrand des Scheitels, etwa gleich entfernt voneinander und von den Augen. Fühler dunkelgelb, Länge der Glieder (1.—3., das letzte Glied abgebrochen: 0.39—0.43, 0.89—0.93, 0.76 mm. Rostrum gelb, erreicht die Mittelcoxen, Länge der Glieder (1.—4.) 0.29, 0.90, 0.57, 0.26 mm.

Kragen und Vorderlobus des Pronotums gelb, Vorderlobus nahe des Vorderrandes mit einem schmalen eckigen bräunlichen Querstreifen, Hinterlobus braun. Grenze des Vorder- und Hinterlobus sehr deutlich. Länge des Pronotums 1.23—1.26, darunter des Kragens 0.17, des Vorderlobus 0.56—0.60, des Hinterlobus 0.49—0.50 mm (alle Messungen in der Mitte), Breite des Pronotums am Vorderrand 0.60, am Hinterrand 1.54—1.60 mm. Scutellum braun, mit ein wenig ausgezogener gelber Spitze, Länge 0.71—0.80, Breite 0.79 mm. Unterseite des Thorax braun, des vorderen Teiles des Prothorax gelb.

Halbdecken dunkelbraun, Corium und Clavus proximal gelb, Hinterrand dieses gelben Flecks abgerundet, erreicht das Niveau der Spitze des Scutellums nicht; Corium außerdem mit einem mehr oder weniger dreieckigen gelben Fleck nahe der Mitte (am Distalende der medialen Fraktur) und auch an der Spitze gelb; Clavus distal ebenfalls gelb. Hypocostale Lamina gelb, distal bräunlich. Adern des Clavus undeutlich, in der Proximalhälfte beiderseits mit einer Reihe von sehr kleinen Punkten, Adern des Coriums fast unbemerkbar, ohne begleitende Punktierung.

Beine gelb, beim Holotypus Vorder- und Mittelschenkel in der Distalhälfte zum Teil hellbräunlich, Hinterschenkel im Distaldrittel braun. Ventralseite der Vorderschenkel ein wenig proximal der Mitte mit einem eckigen Vorsprung, von diesem bis zur Spitze mit zwei ein wenig divergierenden Reihen von je etwa 20 kleinen schwarzen Dörnchen; wenig vor der vorderen Reihe mit 4 schwarzen Tuberkeln, mit aufgesetzter kleiner Borste. Vorderschienen mäßig verbreitert im distalen Sechstel. Mittelschenkel mit kleinerem Vorsprung und 2 Reihen von je 16 ungleich langen schwarzen Dörnchen. Hinterschenkel ohne Dornen. Länge der Vorderschenkel 1.21—1.29, der Vorderschienen (ohne Fossa spongiosa) 1.07—1.11, der Mittelschenkel 1.23—1.34, der Mittelschienen 1.16, der Hinterschenkel 1.65—1.70, der Hinterschienen 1.81—1.89 mm, Breite der Vorderschenkel 0.39—0.41, der Vorderschienen 0.20 mm.

Abdomen bleichgelb, Connexivum mit einem braunen Querfleck auf dem 4. und Hinterrand des 3. Segmentes (der Fleck ist ein wenig heller im Gebiet des Vorderrandes und besonders des äußeren Vorderwinkels des 4. Segmentes). Lateralteil der Sternite mit einem braunen Längsstreifen auf dem 3. Segment und außerdem beim Holotypus mit je einem braunen Fleckchen, beim Paratypus mit einem braunen Längsstreifen auf 5.—7. Segment.

Länge 4.8—5.1, Breite 1.6—1.7 mm.

Beziehungen: Nahe verwandt mit *A. notatus* Distant, unterscheidet sich durch unterschiedliche Behaarung am Vorder- und Hinterteil der Halbdecken, kleineren und hinten abgerundeten gelben Fleck im Proximalteil der Halbdecken (bei *A. notatus* erreicht der Fleck das Niveau der Spitze des Scutellums, sein Hinterrand ist gerade), Vorhandensein von einem gelben Fleck nahe der Mitte des Coriums, Färbung des Connexivums (bei *A. notatus* mit 4 braunen Querstreifen).

Alloeorhynchus (*Alloeorhynchus*) *fuscescens* n. sp.

Abb. 84—88

Holotypus: ♂ (ZFMK), Nepal, Taplejung Dist., confluence of Kabeli Khola and Tada Khola, 1000—1050 m, mixed broad-leaved forest, 23./25. IV. 1988, J. Martens & W. Schawaller leg.

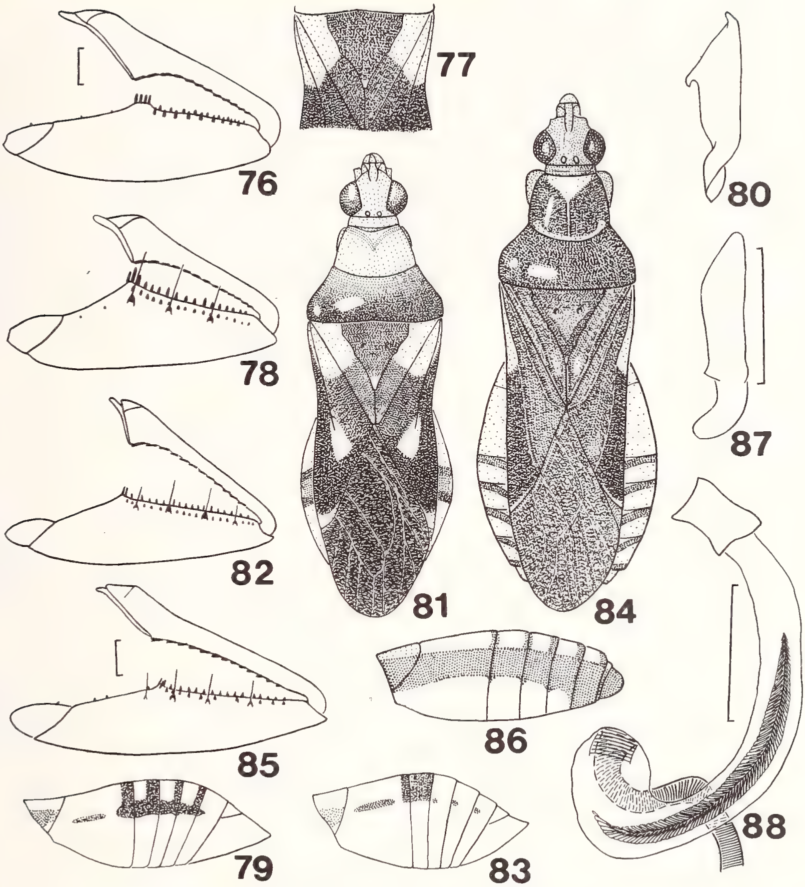


Abb. 76—88: *Alloeorhynchus* spp. — 76) *A. distanti* Harris, 77—80) *A. notatus* Distant, 81—83) *A. maculosus* n. sp., 84—88) *A. fuscescens* n. sp. — 76, 78, 82, 85) Vorderbein (ohne Tarsus), 77) Scutellum und Proximalteil der Halbdecken; 79, 83, 86) Abdomen von der Seite; 80, 87) Paramere von außen; 81, 84) Körper des Holotypus von oben; 88) Aedeagus.

Paratypus: ♂ (BISH), Vietnam, Dilinh (Djiring), 3000 ft., electric light trap, 26. IV. 1960, R. E. Leech leg.

Diagnose: Gehört in die Verwandtschaft von *A. notatus* Distant und *A. piceus* Breddin, unterscheidet sich durch die Färbung der Halbdecken.

Beschreibung: Glänzend, Halbdecken (mit Ausnahme der Membran und eines schmalen Streifens am Außenrand des Coriums), Scutellum und Metapleuren matt. Kopf und Pronotum mit wenigen braunen borstenförmigen Haaren, Scutellum, Clavus und Corium mit verstreuten bräunlichgelben Haaren.

Kopf braun, zur Spitze bräunlichgelb. Augen schwarz, kurz behaart. Länge des Kopfes (ohne Hals und Rostrum) 0.76—0.79, Breite 0.79, Breite des Scheitels 0.29

mm. Ocellen groß, rötlich, etwa gleich weit entfernt voneinander und von den Augen und etwas weniger vom Hinterrand des Scheitels. Fühler hellbraun, 1. Glied gelb, Länge der Glieder (1.—4.) 0.54, 1.21, 1.03, 1.50 mm. Rostrum gelb (1. Glied bräunlich), erreicht die Mittelcoxen, Länge der Glieder (1.—4.) 0.36, 1.09, 0.80, 0.30 mm.

Kragen des Pronotums bräunlichgelb; Vorderlobus entweder fast einfarbig bräunlichgelb (beim Paratypus) oder braun mit einem dreieckigen gelben Fleck am Vorderrand, einer undeutlichen gelben Mittellinie und schmal gelblichem Hinterrand (beim Holotypus); Hinterlobus braun. Grenze des Vorder- und Hinterlobus sehr deutlich. Länge des Pronotums 1.36—1.39, darunter des Kragens 0.14—0.17, des Vorderlobus 0.69—0.71, des Hinterlobus 0.50—0.53 mm (alle Messungen in der Mitte), Breite des Pronotums am Vorderrand 0.61, am Hinterrand 1.54—1.63 mm. Scutellum dunkelbraun, mit ein wenig gehobenen Seitenrändern und ausgezogener, schmal gelber Spitze, Länge 0.81—0.86, Breite 0.80 mm. Unterseite des Thorax dunkelbraun.

Halbdecken dunkelbraun (etwas dunkler lateral der medialen Fraktur), Clavus mit undeutlichem (besonders beim Holotypus) gelblichem Fleck in der Distalhälfte, vordere 4/9 des Coriums lateral der medialen Fraktur, ein kleiner Fleck oder Streifen auf der Spitze des Coriums, die ganze hypocostale Lamina, beim Paratypus auch ein schmaler Streifen in der Proximalhälfte des Innenrandes des Coriums, gelb. Membran graubraun. Adern des Clavus sehr deutlich, in der Proximalhälfte beiderseits mit je einer Reihe von mehr oder weniger deutlichen Punkten, Adern des Coriums weniger deutlich, ohne begleitende Punktierung.

Beine gelb. Ventralseite der Vorderschenkel ein wenig proximal der Mitte mit einem eckigen Vorsprung, von diesem Vorsprung bis zur Spitze mit 2 divergierenden Reihen von kleinen schwarzen Dörnchen, 12 in der vorderen und 16 in der hinteren Reihe, vor diesen Reihen mit 3—4 schwarzen Tuberkeln, die in einer langen Borste enden, zwischen Vorsprung und Basis mit 3 schwarzen Dörnchen. Vorderschienen mäßig verbreitert im distalen Viertel. Mittelschenkel mit kleinem Vorsprung und mit 2 Reihen von je 12 schwarzen Dörnchen. Hinterschenkel ohne Dörnchen. Länge der Vorderschenkel 1.57—1.65, der Vorderschienen (ohne Fossa spongiosa) 1.36—1.43, der Mittelschenkel 1.59—1.70, der Mittelschienen 1.43—1.65, der Hinterschenkel 2.00—2.07, der Hinterschienen 2.20—2.25 mm, Breite der Vorderschenkel 0.40, der Vorderschienen 0.21 mm.

Abdomen gelb, Mediotergite, Genitalsegment, 2., 7. und 8. Sternite und ein breiter Streifen am Lateralrand der Sterniten braun, Connexivum mit braunem Proximalsegment und 5 schmalen braunen Querstreifen.

Genitalsegment symmetrisch. Paramere schmal. Aedeagus mit zahlreichen spitzen Dörnchen, die einen gebogenen Kamm bilden.

Länge 5.3—5.5, Breite 2.0 mm.

Beziehungen: Sehr nahe zu *A. piceus* Breddin von Java, auch in Form der Parameren, doch bei *A. piceus* ist der Körper schmäler (beim Männchen Länge 5.5, Breite 1.6 mm), Pronotum und Halbdecken vollständig braun, Vorderschenkel zwischen Vorsprung und Basis mit 6 Dörnchen. Von *A. notatus* und *A. maculosus* deutlich durch die Färbung der Halbdecken zu unterscheiden.

Prostemma (Prostemma) flavomaculatum Lethierry, 1883

1883 *Prostemma flavomaculatum* Lethierry, Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova, 18: 649.
1904 *Prostemma flavomaculatum*, — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 393.
1909 *Nabis flavomaculatus*, — Reuter & Poppius, Acta Soc. Sci. Fenn., 37 (2): 10, 17.
1990 *Prostemma flavomaculatum*, — Kerzhner & Strommer, Rec. S. Aust. Mus., 24: 28, fig. 2a.

Literaturangaben und Material: Nepal: „between Kathmandu and Everest" (Kerzhner & Strommer 1990, nach brieflicher Mitteilung von Prof. Dr. R. Remane); 1 ♂ (NMP), Prov. Nr. 3 East, Lhiku Khola Tal, 1700—2000 m, 22. V. 1964, W. Dierl leg. Nord-Indien: W. Almora in Kumaon, Padang und Gopaldhara bei Darjeeling (Kerzhner & Strommer 1990); 1 ♀ (CAS), Ambala, 350 m, Punjab, 25. XII. 1961, E. S. Ross & D. Q. Cavagnaro leg.

Gesamtverbreitung: Indien, Nepal, Myanmar.

Prostemma (Prostemma) carduelis Dohrn, 1858

1858 *Prostemma carduelis* Dohrn, Stettin. ent. Ztg., 19: 229, pl. 1, fig. 8.
1873 *Prostemma placens* Walker, Cat. Hem.-Het. Brit. Mus., 7: 137.
1904 *Prostemma carduelis*, — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 392, fig. 249.
1909 *Nabis carduelis*, — Reuter & Poppius, Acta Soc. Sci. Fenn., 37 (2): 11, 18.
1990 *Prostemma carduelis*, — Kerzhner & Strommer, Rec. S. Aust. Mus., 24: 28, fig. 1a, 2b.

Literaturangaben und Material: Nepal: Janakpur (Pant 1953); Terai und Indrawati Khola, Saretar (Kerzhner & Strommer 1990); 1 ♂ (NMP), Rapti Tal, Monahari Khola, 300 m, 10. V. 1967, Dierl, Forster & Schacht leg.; 1 ♂ (CAS), Chisapani Garhi Dist., Hitaura, 540 m, 26. IX. 1960, H. Brydon leg. Nord-Indien: Pusa und Purnea Dist. (Kerzhner & Strommer).

Gesamtverbreitung: Sri Lanla, Indien, Nepal (tropische Tieflagen).

Prostemma (Prostemma) fasciatum fasciatum (Stål, 1873)

1873 *Nabis (Poecilta) fascviatus* Stål, Enum. Hem., 3: 108.
1909 *Nabis fasciatus*, — Reuter & Poppius, Acta Soc. Sci. Fenn., 37 (2): 11, 19, fig. 3.
1962 *Prostemma fasciatum*, — Hasegawa, Nature and Life in Southeast Asia, 2: 20, fig. 21.
1981 *Prostemma fasciatum*, — Hsiao et al., Handb. Determ. chin. Hem.-Het., 2: 544, pl. 82, fig. 804.
1990 *Prostemma fasciatum fasciatum*, — Kerzhner & Strommer, Rec. S. Aust. Mus., 24: 30, fig. 1b, 2c.

Literaturangaben: Nord-Indien: Purnea Dist. (Kerzhner & Strommer, 1990).

Gesamtverbreitung: Von Nordost-Indien bis Süd-China, Taiwan und Indonesien.

Bemerkung: Stål hat die Art nach (?einem) Männchen von den Philippinen beschrieben. Das einzige Tier, das im NRS unter dem Namen *P. fasciatum* steht, ist ein Weibchen ohne Fundortzettel. Kerzhner & Strommer (1990), obwohl mit Zweifel, haben dieses Tier als Lectotypus bezeichnet. Neuerdings hat Dr. P. Lindskog zwischen den Typen einer anderen Art den falsch gestellten echten Typus von *P. fasciatum* gefunden. Es ist ein Männchen mit dem Zettel „Ins. Philipp." und „Semper". Ich designiere hier dieses Männchen als Lectotypus und annuliere die frühere unrichtige Bezeichnung des Lectotypus.

Phorticus martensi n. sp.

Abb. 89—90

Holotypus: ♀ (ZFMK), Nepal, Ilam Distr., Mai Pokhari, 2100—2200 m, Wald, 25/27. III. 1980, J. Martens & A. Ausobsky leg.

Diagnose: Leicht unterschiedlich nach den verkürzten, aber relativ großen Halbdecken.

Beschreibung: Kopf glänzend, Abdomen ölglänzend, restliche Teile des Körpers matt. Der ganze Körper kurz gelblich behaart. Auf den Halbdecken ist die Behaarung nur auf den Adern und dem Lateralteil des Coriums vorhanden. Auf dem Abdomen trägt die Mitte der Dorsalseite verstreute Haare.

Kopf bräunlichschwarz, an der Spitze etwas heller. Augen grau, mit großen Fazetten und zahlreichen Haaren. Ocellen rötlich, normal ausgebildet, Abstand zwischen ihnen etwas größer als zwischen Auge und Ocellus. Breite des Kopfes 0.45, des Scheitels 0.20 mm. Fühler schmutziggelb, Proximalhälfte des 1. und Distalhälfte des 4. Gliedes etwas heller, Länge der Glieder (1.—4.) 0.30, 0.57, 0.50, 0.57 mm. Rostrum gelb, erreicht die Mittelcoxen.

Pronotum dunkelbraun, am Vorderrand mit einem langen dreieckigen Fleck, der nach hinten die Mitte des Vorderlobus erreicht. Vorderlobus schwach gewölbt, mit convexen Proximal- und Lateralrändern, Medialfurche sehr undeutlich. Länge des Pronotums 0.99, darunter des Kragens 0.29, des Vorderlobus 0.47, des Hinterlobus 0.23 mm (alle Messungen in der Mitte), Breite am Vorderrand 0.42, am Hinterrand 1.02 mm. Kanal der Stinkdrüsen gelb, ziemlich lang und schlank. Scutellum dunkelbraun, mit Y-förmiger Wölbung, Lateralränder im vorderen Viertel parallel, dann konvergierend und vor der Spitze ein wenig ausgebuchtet. Länge des Scutellums 0.35, Breite 0.50 mm.

Halbdecken verkürzt, nur bis zum Hinterrand des 3. Segmentes des Abdomens reichend, im proximalen 2/7 gelb, im restlichen Teil dunkelbraun. Corium und Clavus mit stark gewölbten, nicht verzweigten, ein wenig dunkleren Adern. Membran ohne Adern, distal abgerundet, überragt deutlich die Coriumspitze.

Abdomen und Ventralseite des Thorax braun.

Beine hellgelb, Spitzenhälfte der Schenkel und die Schienen sehr undeutlich angedunkelt. Vordere Schenkel mit einem zahnartigen Vorsprung in der Mitte, auf der Distalseite dieses Vorsprungs beiderseits je 3 schwarze Dörnchen, zwischen dem Vorsprung und der Spitze des Schenkels eine Reihe von etwa 20 schwarzen Dörnchen. Vordere Schienen zum distalen Viertel stark verdickt, auf der Ventralseite mit 9 schwarzen Dörnchen, von welchen der Apicaldorn viel größer als alle anderen ist. Fossa spongiosa auf den Vorderschienen groß, auf den Mittelschienen sehr klein, kaum bemerkbar.

Länge 3.5, Breite des Abdomens 1.4 mm.

Beziehungen: Unterscheidet sich von allen brachypteren Arten aus dem tropischen Asien durch längere Halbdecken mit relativ großer Membran und durch nur eine Reihe von Dörnchen auf dem Vorderschenkel.

Phorticus schawalleri n. sp.

Abb. 91—92

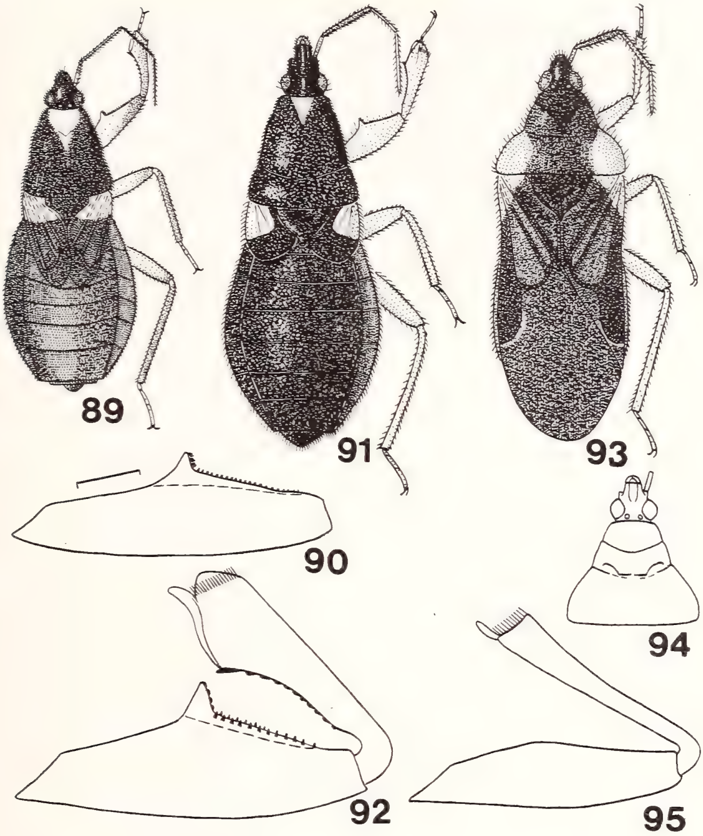


Abb. 89—95: *Phorticus* spp. — 89—90) *Ph. martensi* n. sp., 91—92) *Ph. schawalleri* n. sp., 93—95) *Ph. simplicipes* n. sp. — 89, 91, 93) Holotypus; 90) Vorderschenkel; 92—95) Vorderschenkel und -schiene; 94) Kopf und Pronotum.

Holotypus: ♀ (ZFMK), Nepal, Sankhua Sabha Dist., Arun Valley between Mure and Hurure, mixed broad-leaved forest, 2050—2150 m, 9/17. VI. 1988, J. Martens & W. Schawaller leg.

Diagnose: Relativ große Art, mit verkürzten Halbdecken, einfarbig dunklem Abdomen, ohne Ocellen.

Beschreibung: Kopf glänzend, Abdomen ölglänzend, restliche Teile des Körpers matt. Der ganze Körper kurz bräunlich behaart. Auf den Halbdecken und auf der Dorsalseite des Abdomens ist die Behaarung fast gleichmäßig verteilt.

Kopf schwarz, ein wenig länger als breit, Augen silbergrau, mit großen Fazetten und zahlreichen Haaren. Ocellen fehlen. Breite des Kopfes 0.54, des Scheitels 0.30 mm. Fühler gelblichbraun, Proximaldrittel des 1. Gliedes gelb, 4. Glied hellgelb, Länge der Glieder (1.—4.) 0.30, 0.63, 0.41, 0.70 mm. Rostrum gelb, erreicht die Mittelcoxen, Länge der Glieder (1.—4.) 0.24, 0.90, 0.60, 0.36 mm.

Pronotum dunkelbraun, am Vorderrand mit einem dreieckigen gelben Fleck, der nach hinten ein wenig auf den Vorderlobus eindringt. Vorderlobus fast flach, mit ein wenig konvexen Lateralrändern, Medialfurche sehr undeutlich. Länge des Pronotums 1.20, darunter des Kragens 0.25, des Vorderlobus 0.55, des Hinterlobus 0.40 mm (alle Messungen in der Mitte), Breite am Vorderrand 0.42, am Hinterrand 1.21 mm. Kanal der Stinkdrüsen gelb, ziemlich lang und schmal. Scutellum schwarz, mit Y-förmiger Wölbung, Lateralränder wie bei voriger Art. Länge des Scutellums 0.36, Breite 0.57 mm.

Halbdecken stark verkürzt, nur bis zum Proximalviertel des 2. Segmentes des Abdomens reichend, Proximalhälfte des Coriums gelb, Distalhälfte und Clavus schwarz. Corium und Clavus verschmolzen, ohne deutliche Adern. Membran fehlt.

Beine hellgelb, Mittel- und Hinterschienen bräunlich. Vorderschenkel mit einem zahnartigen Vorsprung ein wenig distal der Mitte, auf der Distalseite dieses Vorsprungs beiderseits je 3 schwarze Dörnchen, zwischen dem Vorsprung und der Spitze des Schenkels zwei Reihen von schwarzen Dörnchen, in der vorderen Reihe 14, in der hinteren 6. Vorderschienen zum Distalviertel stark verdickt, auf der Ventralseite mit 11 schwarzen Dörnchen, von diesen der Apicaldorn viel größer als die anderen. Fossa spongiosa auf der Vorderschiene groß, auf den Mittelschienen sehr klein, kaum bemerkbar.

Abdomen und Ventralseite des Thorax braun, Mediotergite des Abdomens schwarzbraun, grob punktiert, 8. und 9. Segment gelblich.

Länge 4.5, Breite des Abdomens 1.7 mm.

Beziehungen: Zwei Arten aus Indien haben ähnlich wie *Ph. schawalleri* verkürzte Halbdecken: *Ph. abdominalis* Harris und *Ph. harrisi* n. sp.; beide sind kleiner als *Ph. schawalleri* und mit vorwiegend hellem Pronotum (nur die Humeralwinkel dunkel).

Phorticus abdominalis Harris, 1940

Abb. 96—98

1940 *Phorticus abdominalis* Harris, Iowa State College J. Sci., 14: 325, pl. 1.

Literaturangaben und Material: Nord-Indien, West Bengal: Namsoo, Darjeeling, 2100 ft., (Harris 1940b); 3 ♂ (BMNH, ZIL), E. Duars [= Dooars, Umg. von Cooch Behar], H. Stevens leg.

Besprechung: Die mit viel Zweifel zu dieser Art gestellten drei Männchen unterscheiden sich von der Beschreibung des Holotypus, eines Weibchens, in einer Reihe von Merkmalen: Körper viel kleiner, Länge 2.35—2.6, Breite 0.9—1.05 mm (beim Holotypus 3.44 und 1.34 mm); Scutellum am Distalende breit abgeschnitten (beim Holotypus zugespitzt); Rudimente der Halbdecken am Lateralrand stark abgerundet. Die Färbung der untersuchten Männchen ist variabel, bei zwei von diesen nicht nur Hinterlobus des Pronotums sondern auch Vorderlobus mit braunen Lateralteilen, bei dem dritten Männchen (dem kleinsten) das Scutellum braun mit gelben Lateralwinkeln, der gelbrote Streifen auf der Dorsalseite des Abdomens schmal, erreicht die Spitze des Abdomens. Bei allen untersuchten Männchen helle Teile des Körpers, besonders der Längsstreifen auf der Dorsalseite des Abdomens mehr oder weniger rot. Ob die erwähnten Merkmale die Geschlechter von einer Art oder zwei nahestehenden Arten unterscheiden, kann nur nach Untersuchung von mehr Material entschieden werden.

Phorticus simplicipes n. sp.

Abb. 93—95

Holotypus: ♂ (ZFMK), Nepal, Taplejung Dist., confluence of Kabeli Khola and Tada Khola, 1000—1050 m, mixed broad-leaved forest, 23/25. IV. 1988, J. Martens & W. Schawaller leg.

Diagnose: Unterscheidet sich durch unbedornte Vorderschenkel und -schienen und gelbe Humeralwinkel des Pronotums.

Beschreibung: Kopf glänzend, Abdomen ölglänzend, restliche Teile des Körpers matt. Dorsalseite des Kopfes und Pronotum mit braunen, Halbdecken mit scharzen Haaren. Ventralseite des Abdomens hell behaart.

Kopf geneigt, schwarz, ein wenig breiter als lang. Breite des Kopfes 0.53, des Scheitels 0.20 mm. Augen bräunlichgrau, mit kleinen Fazetten und wenigen Haaren. Ocellen groß, sehr nahestehend zu den Augen. Fühler gelb, 2. Glied braun, Länge der Glieder (1.—4.) 0.20, 0.60, 0.57, 0.50 mm. Rostrum gelb, mit bräunlichem 1. Glied, erreicht den Hinterrand der Hintercoxen, alle Glieder dünn, Länge der Glieder (1.—4.) 0.29, 0.86, 0.60, 0.40 mm.

Pronotum dunkelbraun, Kragen und die Mitte des Vorderlobus schwarz, Seiten des Hinterlobus breit gelb. Vorderlobus ohne Mittelfurche, vor dem Hinterrand beiderseits der Mitte mit einer gekrümmten, glatten Querrinne. Länge des Pronotums 1.13, darunter des Kragens 0.30, des Vorderlobus 0.32, des Hinterlobus 0.50, Breite am Vorderrand 0.50, am Hinterrand 1.40 mm. Scutellum schwarz, mit ein wenig gewölbten Lateralrändern, Länge 0.52, Breite 0.70 mm. Ventralseite des Thorax schwarzbraun, Hinterwinkel des Prothorax gelb. Kanal der Stinkdrüsen braun, ziemlich lang und schmal, im Distaldrittel nach hinten gekrümmt.

Halbdecken voll entwickelt, überragen die Spitze des Abdomens, dunkelbraun, Proximalwinkel mit dreieckigem gelben Fleck, Lateralteil und Adern des Coriums außerhalb dieses Flecks schwarzbraun. Membran schwarz, ein wenig heller längs der Spitze des Coriums. Hinterrand des Coriums tief eingebuchtet.

Beine hellgelb. Vorderschenkel schwach verdickt, ohne Mittelvorsprung, ohne schwarze Dörnchen. Vorderschienen zur Spitze relativ schwach verdickt, ohne schwarze Dörnchen, mit kleiner Fossa spongiosa. Mittelschienen ohne Fossa spongiosa.

Abdomen gelb.

Länge 4.2, Breite 1.5 mm.

Beziehungen: Die Art nimmt in der Gattung eine Sonderstellung ein. Bei allen anderen Arten haben Vorderschenkel und -schienen schwarze Dörnchen, und bei allen (mit Ausnahme des neotropischen *Ph. obscuriceps* Stål) haben die Vorderschenkel einen Vorsprung nahe der Mitte. Auch Querrinnen auf dem Vorderlobus des Pronotums, langes und dünnes Rostrum, tief eingebuchteter Hinterrand des Coriums und sehr kleine spitze Auswüchse in den Hinterwinkeln der Segmente des Abdomens sind für die Art kennzeichnend.

Phorticus cingalensis Distant, 1903

Abb. 99–101

1903 *Phorticus cingalensis* Distant, Entomologist, 36: 2.
1904 *Phorticus cingalensis,* — Distant, Fauna Br. Ind., Rhynch., 2: 396, fig. 252.
1912 *Phorticus cingalensis,* — Breddin, Arch. Naturgesch., (A), 78: 85.

Lectotypus: (hier designiert): ♂ (BMNH), „15. 2. 92" (auf der Unterseite des Plättchens), „Type H. T." (runder Zettel des BMNH), „*cingalensis* Dist.", „Ceylon (Lewis)", „Distant Coll. 1911–383".

Material: Nord-Indien: 1 ♂ 8 ♀ (BMNH, ZIL), Haldwani Dist., Kumaon, H. G. Champion leg.; 1 ♀ (HNM), Pesoke, 800 m, Darjeeling Dist., sifted litter, 4. VI. 1980, G. Topál leg.

Gesamtverbreitung: Sri Lanka, Indien.

Beschreibung: Kopf und Abdomen glänzend, restliche Teile des Körpers matt. Der ganze Körper kurz hell behaart.

Kopf schwach geneigt, dunkelbraun, Clypeus distal gelblich, Augen dunkelbraun, mit kleinen Fazetten, behaart. Ocellen groß, berühren fast den Hinterrand des Scheitels, Abstand vom Auge bis zum Ocellus so groß wie Durchmesser des Ocellus, Abstand zwischen den Ocellen 3–4mal größer als Durchmesser des Ocellus. Länge des Kopfes 0.33–0.37, Breite des Kopfes 0.39–0.41, Breite des Scheitels 0.20 mm. 1. und 2. Fühlerglied bräunlichgelb bis bräunlich, intermediäres, 3. und 4. Glied und die Basis des 1. gelb, Länge der Glieder (1.–4., intermediäres mitgerechnet zum 2.): 0.20, 0.34–0.37, 0.30–0.31, 0.33–0.37 mm. Rostrum gelb (mit ein wenig dunklerem 1. Glied), erreicht die Spitze der Vordercoxen, 3. Glied zur Mitte verdickt, Länge der Glieder (1.–4.): 0.14, 0.36, 0.26, 0.14 mm.

Pronotum dunkelbraun, Kragen gelb. Hinterlobus, Vorderlobus und Kragen durch deutliche Furchen getrennt, Vorderlobus mit einer Längsfurche. Länge des Pronotums 0.64–0.74, darunter des Kragens 0.17, des Vorderlobus 0.23–0.29, des Hinterlobus 0.26–0.31, Breite am Vorderrand 0.40–0.43, am Hinterrand 0.87–1.03 mm. Schildchen dunkelbraun, Länge 0.35–0.41, Breite 0.41–0.51 mm. Unterseite des Thorax dunkelbraun, nur im Gebiet des Kragens des Pronotums schmal gelb. Kanal der Stinkdrüsen braun oder gelblichbraun, mäßig breit, schief nach hinten gerichtet.

Halbdecken erreichen die Spitze des Abdomens, mit deutlichen Adern. Basalteil (etwa bis zur Mitte des Scutellums) gelb, manchmal auch die innere Ader des Clavus gelblich, der restliche Teil des Clavus und Corium dunkelbraun, dabei die Adern und der äußere Teil des Coriums ein wenig dunkler als die Räume zwischen den Adern. Membran schwarz oder schwarzbraun, mit 4–5 deutlichen Längsadern, die keine geschlossenen Zellen bilden.

Beine hellgelb. Vorderschenkel verdickt, nahe der Mitte mit einem zahnartigen Vorsprung, zwischen diesem Vorsprung und der Spitze mit einer Reihe von 25–30 kleinen schwarzen Dörnchen. Vorderschienen zur Spitze verdickt, mit mäßig großer Fossa spongiosa, mit 12–14 schwarzen Dörnchen von gleichmäßig zunehmender Größe. Länge der Vorderschenkel 0.64–0.74, der Vorderschienen 0.43–0.57, der Mittelschenkel und -schienen 0.51–0.64, der Hinterschenkel 00.68–0.83, der Hinterschienen 0.71–0.93 mm. Breite der Vorderschenkel 0.29–0.36, der Vorderschienen 0.14–0.17 mm.

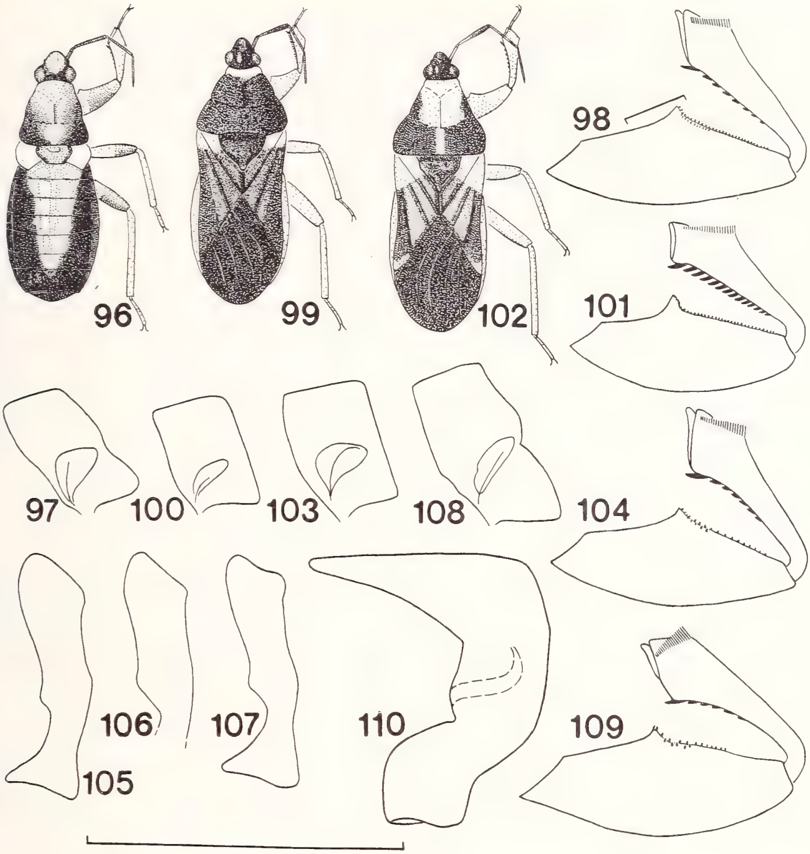


Abb. 96—110: *Phorticus* spp. — 96—98) *Ph. abdominalis* Harris, 99—101) *Ph. cingalensis* Distant, 102—107) *Ph. varicolor* Distant, 108—110) *Ph. harrisi* n. sp. — 96) Männchen; 99, 102) Weibchen; 97, 100, 103, 108) Metathorax seitlich; 98, 101, 104, 109) Vorderschenkel und -schiene; 104—106, 110) Paramere von außen (104 — Hardwar, 105 — Bangkok, 106 — S. E. Saraburi, 110 — S. Udamalpet).

Abdomen gelb.
Länge ♂ 2.4—2.8, ♀ 2.6—3.0, Breite ♂ 0.9—1.0, ♀ 1.05—1.20 mm.

Phorticus varicolor Distant, 1919

Abb. 102—107

1919 *Phorticus varicolor* Distant, Ann. Mag. nat. Hist., (9), 4: 79.

Lectotypus (hier designiert): ♂ (BMNH), „C. B. [Chik Ballapur], 3.15 [March 15], 49.7" (auf der Unterseite des Plättchens), „Type H. T." (runder Zettel des

BMNH), „*Phorticus varicolor* Dist., type", „Chickaballapura, S. India, T. V. Campbell", „R. 37".

Material: Nord-Indien: 1 ♂ (BMNH), Hardwar, River Ganges, 2000 ft, H. G. Champion leg.; 1 ♀ (ZIL), Kazirahi Nature Reserve, Assam, 9./11. V. 1961, S. E. Korovin leg.

Material von anderen Gegenden: Sri Lanka: 1 ♀ (ZIL), Wilapattu, 17.5 km from the entrance in Talawila Nat. Park, 8. X. 1982, G. S. Medvedev leg. Indien: 1 ♀ (ZIL), Calcutta. Thailand: 1 ♂ (Entomological Laboratory, Agricultural University, Wageningen), Bangkok, lamp, 1965, J. Leeuwangh leg.; 1 ♂ (CAS), 8 mi. SE Saraburi, 100 m, 28. VII. 1962, E. S. Ross & D. Q. Cavagnaro leg.; 1 ♀ (BISH), Chiengmai, at light, 15. VI. 1965, P. D. Ashlock leg.; 1 ♀ (USNM), ebenda, light trap. IV./VIII. 1952, D. & E. Thurman leg. Vietnam: 1 ♀ (BISH), Kontum, 570 m, 13./14. VI. 1960, R. E. Leech leg. Philippinen: 1 ♀ (CAS), San Jose, Mindoro, IV. 1945, E. S. Ross leg.

Gesamtverbreitung (mit Ausnahme von Indien — Erstnachweise): Sri Lanka, Indien, Thailand, Vietnam, Philippinen.

Beschreibung: Kopf und Abdomen glänzend, restliche Teile des Körpers matt. Der ganze Körper hell behaart.

Kopf schwach geneigt, bräunlichgelb bis dunkelbraun, mit ein wenig hellerer Spitze. Augen dunkelbraun, mit großen Fazetten, behaart. Ocellen groß, fast die Augen und den Hinterrand des Scheitels berührend, Abstand zwischen den Ocellen 2—3mal größer als Durchmesser des Ocellus. Länge des Kopfes 0.36—0.37, Breite des Kopfes 0.40, Breite des Scheitels 0.16 mm. 1. Fühlerglied gelb, 2. gelb mit brauner Distalhälfte, 3. und 4. bräunlich, Länge der Glieder (1.—4.) 0.17—0.20, 0.30—0.43, 0.29—0.33, 0.37—0.40 mm. Rostrum gelb (1. Glied bräunlich), erreicht die Spitze der Vordercoxen, 3. Glied zur Mitte verdickt, Länge der Glieder (1.—4.) 0.17—0.20, 0.36—0.43, 0.24—0.29, 0.14 mm.

Pronotum gelb oder rötlichgelb, Vorderlobus mit schmalen (selten breiten) braunen Lateralseiten, Hinterlobus braun, in der Mitte meistens gelb. Kragen, Vorderlobus und Hinterlobus durch relativ deutliche Furchen getrennt, Vorderlobus mit einer Längsfurche. Länge des Pronotums 0.74—0.86, darunter des Kragens 0.20—0.29, des Vorderlobus 0.21—0.31, des Hinterlobus 0.24—0.31 mm, Breite am Vorderrand 0.35—0.40, am Hinterrand 0.96—1.07 mm. Scutellum braun oder gelb mit braunen Lateralseiten, Länge 0.30—0.36, Breite 0.44—0.57 mm. Unterseite des Thorax braun oder gelblichbraun, des Vorderteiles des Prothorax gelb. Kanal der Stinkdrüsen gelblich, kurz und breit, schief nach hinten gerichtet, auf der Spitze breit abgerundet.

Halbdecken erreichen oder überragen ein wenig die Spitze des Abdomens, mit deutlichen Adern. Basalteil der Halbdecken innen etwa bis zur Hälfte des Scutellums, außen mindestens bis zur Spitze des Scutellums gelb, hinter diesem gelben Basalfleck alle Adern des Clavus und Coriums und der Teil des Coriums außerhalb der Ader R+M dunkelbraun, Räume zwischen den Adern schmutziggelb bis hellbraun, Spitze des Coriums schmal gelb. Membran braun, mit 4—5 deutlichen Längsadern, die keine geschlossenen Zellen bilden.

Beine hellgelb. Vorderschenkel verdickt, in der Mitte mit einem zahnartigen Vorsprung, zwischen diesem Vorsprung und der Spitze zuerst mit zwei nahestehenden, dann mit einer Reihe von sehr kleinen schwarzen Dörnchen, die Zahl der Dörnchen 20—30. Vorderschienen zur Spitze verdickt, mit großer Fossa spongiosa, mit 6—7 schwarzen Dörnchen, von welchen das distale viel größer als die restlichen ist. Länge der Vorderschenkel 0.69—0.74, der Vorderschienen 0.57—0.64, der Mittelschenkel und -schienen 00.57—0.71, der Hinterschenkel und -schienen 0.77—0.93, Breite der Vorderschenkel 0.24—0.31, der Vorderschienen 0.17—0.21 mm.

Abdomen gelb.

Länge ♂ 2.6—2.9, ♀ 2.7—3.0, Breite ♂ 0.95—1.0, ♀ 1.1—1.15 mm.

Besprechung: Die Art gleicht in allen wesentlichen Merkmalen (auch in der Form der Parameren) der afrotropischen *Ph. pulchellus* Reuter, 1882 und ist vermutlich nur eine Unterart der letzteren. Einziger Unterschied in der Färbung des Hinterlobus des Pronotums: bei *Ph. pulchellus* in der Regel vollständig braun bis schwarz, bei *Ph. varicolor* in der Regel mit gelber Mitte. *Ph. yunnanus* Hsiao, 1981 ist wahrscheinlich ein Synonym von *Ph. varicolor.* Ich habe aber den Holotypus nicht gesehen, und da Hsiao das 2. und 3. Glied des Rostrums als gleich lang beschreibt (bei *Ph. varicolor* 2. Glied 1.5mal länger als 3.), habe ich von der Synonymisierung abgesehen.

Ph. varicolor ist stets makropter. Die Angaben über die brachyptere Form gehören zur unten beschriebenen neuen Art aus Süd-Indien.

Phorticus harrisi n. sp.

Abb. 108—110

1940 *Phorticus varicolor,* „brachypterous form", — Harris, Iowa St. Coll. J. Sci., 14: 326, pl. 2.

Holotypus: ♂ (BMNH), „Chikkaballapura [Chik Ballapur], S. India, T. V. Campbell", „Morphotype [der brachypteren Form von] *Phorticus varicolor* Distant".

Paratypen: 1 ♂ (BMNH), wie Holotypus, aber als „Paramorphotype" bezeichnet; 1 ♂ (CAS), South India, 10 mi. S. Udamalpet, 19. III. 1962, E. S. Ross & D. Cavagnaro leg.

Beschreibung: Eine gute Beschreibung und Zeichnung wurde schon von Harris (1940b) gegeben, hier sei nur auf wenige Merkmale hingewiesen. Ocellen relativ klein, Abstand vom Ocellus bis zum Auge etwa so groß wie Durchmesser des Ocellus. Vorderschenkel distal vom Mittelvorsprung mit zwei unregelmäßigen Reihen von insgesamt 15—17 schwarzen Dörnchen, Vorderschienen mit 6, von welchen das distale viel größer als die restlichen ist. Bei dem Tier aus CAS ist das Scutellum rot, die Oberseite des Kopfes gelb, Dorsalseite des Abdomens proximal mit einem großen rötlichgelben Fleck.

Länge (♂) 3.5—3.7, Breite 1.30—1.35 mm.

Beziehungen: Die Art unterscheidet sich deutlich von *Ph. varicolor* durch größeren Körper, verkürzte Halbdecken, einen feinen Längskiel auf dem Hinterlobus des Pronotums, braunen Abdomen mit grob punktierten Mediotergiten, relativ dickes und bleiches 3. und 4. Fühlerglied, Form des Kanals der Stinkdrüsen, Bewaffnung der Vorderbeine, Form der Parameren und andere Merkmale. Mit den oben beschriebenen neuen brachypteren *Phorticus*-Arten aus dem Himalaya-Gebiet habe ich sie schon verglichen.

Danksagung

Für Beistand bei dieser Arbeit sei Prof. Dr. J. Martens (Mainz), Prof. Dr. R. Remane (Marburg), Dr. Ch. Rieger (Nürtingen), Dr. S. I. Golovatch (Moskau), Dr. G. Alberti (Triest), Herrn K. Arakaki (Honolulu), Dr. P. H. Arnaud, Jr. (San Francisco), Dr. H. Brailovsky (Mexiko), Dr. A. Capart (Brüssel), Dr. P. H. van Doesburg, Jr. (Leiden), Dr. W. R. Dolling (London), Dr. E. Heiss (Innsbruck), Dr. Th. J. Henry (Washington, D. C.), Dr. L. Hoberlandt (Prag), Dr. A. Jansson (Helsinki), Dr. M. Josifov (Sofia), Dr. Liang Aiping (Beijing), Dr. P. Lindskog (Stockholm), Dr. J. Péricart (Montereau), Dr. P. Štys (Prag), Dr. T. Vásárhelyi (Budapest) herzlichst gedankt. Mein herzlicher Dank gilt auch Herrn N. A. Plakhuta (Wladiwostok) für zahlreiche Übersetzungen aus dem Chinesischen.

Zusammenfassung

Es wird über 36 Nabiden-Arten berichtet, darunter 17 Arten aus Nepal, 28 aus Nord-Indien und 6 aus Nord-Pakistan. Neue Arten: *Nabis nepalensis* (Nepal), *Alloeorhynchus himalayensis* (Nord-Indien, Nord-Pakistan), *A. maculosus* (Nordost-Indien, Sumatra), *A. fuscescens* (Nepal, Vietnam), *Phorticus martensi* (Nepal), *Ph. schawalleri* (Nepal), *Ph. simplicipes* (Nepal), *Ph. harrisi* (Süd-Indien). Nomen novum: *Nabis hsiaoi*, für *N. nigrovittatus* Ren, 1981, nicht Sahlberg, 1878. *Alloeorhynchus pallipes* Reuter & Poppius, 1909 wird zur Art erhoben (als Varietät von *A. vinulus* Stål beschrieben). Neue Synonyme: *Gorpis annulatus* Paiva, 1919 = *G. yunnanus* Hsiao, 1964; *G. elegans* Poppius, 1914 = *G. minor* Hsiao, 1964; *Stenonabis tibialis* Distant, 1904 = *S. taiwanicus* Kerzhner, 1970 und *S. bannaensis* Hsiao, 1981; *Himacerus assamensis* Paiva, 1919 (sp. dist., nicht syn. von *H. mussooriensis*) = *H. xizangensis* Ren, 1988; *H. mussooriensis* Distant, 1909 = *Aptus kunmingus* Hsiao, 1981; *Alloeorhynchus notatus* Distant, 1919 = *A. flavoceps* Hsiao, 1981. Lectotypen von 6 Arten werden designiert. Ein Schlüssel für die Nabiden von Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan wird vorgeschlagen. Die Beschreibung einiger weniger bekannter Arten wird ergänzt.

Literatur

Breddin, G. (1912): Nabidae und Saldidae aus Ceylon, gesammelt von Dr. W. Horn (Hem.). — Arch. Naturg. (A) 78 (6): 85—86.

China, W. E. (1925): The Hemiptera collected by Prof. J. W. Gregory's Expedition to Yunnan, with synonymic notes on allied species. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 16: 449—485.

Costa, A. (1847): Cimicum Regni Neapolitani centuria 2, decas 1—5. — 43 S.; Napoli. (Separatausgabe aus: Atti r. Ist. Incoragg. Sci. nat. Napoli 7: 239—279.

Distant, W. L. (1903): Undescribed Oriental Rhynchota. — Entomologist 36: 1—2.

Distant, W. L. (1904): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. — Rhynchota 2 (2): 243—503; London (Taylor & Francis).

Distant, W. L. (1909): Rhynchota (Heteroptera) from British India. — Ann. Soc. ent. Belg. 53: 360—376.

Distant, W. L. (1910): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Rhynchota 5. — 362 S., London (Taylor & Francis).

Distant, W. L. (1919): Descriptions of new species and genera of the Heteropterous Family Reduviidae from British India. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 4: 71—79.

Dohrn, A. (1858): Synonymische Bemerkungen über Hemipteren und eine neue Art der Gattung *Prostemma*. — Stettin. ent. Ztg. 19 (7/9): 228—230.

Dohrn, A. (1862): Drei neue europäische Heteroptera. — Stettin. ent. Ztg. 23 (4/6): 210—211.

Esaki, T. (1931): Notulae Cimicum Japonicorum (V). — Kontyû 5 (2): 74—82.

Germar, E. F. (1838): Hemiptera Heteroptera promontorii Bonae Spei, nondum descripta, quae collegit C. F. Drège. — G. Silbermann's Rev. Ent. 5: 121—192.

Harris, H. M. (1930): Notes on Philippine Nabidae, with a catalogue of the species of *Garpis* (Hemiptera). — Philipp. J. Sci. 43 (3): 415—423.

Harris, H. M. (1938): The genus *Arbela* Stål (Hemiptera, Nabidae). — Ann. Mag. nat. Hist. (11) 1: 561—584.

Harris, H. M. (1939): A contribution to our knowledge of *Gorpis* Stål (Hemiptera: Nabidae). — Philipp. J. Sci. 69 (2): 147—155.

Harris, H. M. (1940a): New and little-known species of *Alloeorhynchus* (Hemiptera: Nabidae). — J. Kansas ent. Soc. 13: 115—123.

Harris, H. M. (1940b): Some new and heretofore unrecorded Nabidae (Hemiptera). — Iowa St. Coll. J. Sci. 14: 323—331.

Hasegawa, H. (1962): Heteroptera of Southeast Asia collected by the Osaka City University Biological Expedition to Southeast Asia 1957—58. — In: Kira, T. & T. Umesao (Eds.). Nature and Life in Southeast Asia, 2: 5—24, 3 pls.; Kyoto (Fauna & Flora Res. Soc.).

Hoberlandt, L. (1960): Spedizione Italiana al Karakorum ed al Hindu-Kush (1954—1955). Primi resultati dello studio delle raccolte zoologiche. Hemiptera-Heteroptera. — Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste 22 (2): 55—65.

Hsiao Tsai-Yu (1964a): New Species of Nabidae from China (Hemiptera-Heteroptera). — Acta ent. sin. 13 (1): 76—87.

Hsiao Tsai-Yu (1964b): *Nabis* Latreille of China (Hemiptera, Nabidae). — Acta ent. sin. 13 (2): 231—239.

Hsiao Tsai-Yu (1964c): New species and new record of Hemiptera-Heteroptera from China. — Acta zootaxon. sin. 1 (2): 283—292.

Hsiao Tsai-Yu (1981): New and little known species of Nabidae from China with notes on two species of *Arbela* Stål (Hemiptera-Heteroptera). — Acta ent. sin. 24 (1): 63—71.

Hsiao Tsai-Yu et al. (1981): A handbook for the determination of the Chinese Hemiptera-Heteroptera, 2. — 654 S., Beijing.

Jakovlev, B. E. (1869): Materialien zur entomologischen Fauna der Wolga-Gegend. I. Supplement zum Verzeichnis der Hemipteren der Wolga. — Horae Soc. ent. ross. 6 (2): 109—120.

Jakovlev, B. E. (1889): Insecta in itinere cl. N. Przewalskii in Asia Centrali novissime lecta. XVI. Hemiptera Heteroptera. — Horae Soc. ent. ross. 24 (1/2): 235—243.

Kerzhner, I. M. (1963): Beitrag zur Kenntnis der Unterfamilie Nabinae (Heteroptera: Nabidae). — Acta ent. Mus. natn. Pragae 35: 5—61.

Kerzhner, I. M. (1970): Neue und wenig bekannte Nabidae (Heteroptera) aus den tropischen Gebieten der Alten Welt. — Acta ent. Mus. natn. Pragae 38 [1969]: 279—359.

Kerzhner, I. M. (1981): Fauna SSSR. Nasekomye khobotnye, 13, 2. Poluzhestkokrylye semeystva Nabidae. — 326 S., Leningrad (Nauka).

Kerzhner, I. M. (1987): Nabidae (Heteroptera) from Afghanistan. — Acta ent. Mus. natn. Pragae 42: 391—394.

Kerzhner, I. M. (1988): Lists of the insect types in the Zoological Museum, University of Helsinki. 7. Heteroptera: Nabidae. — Acta ent. fenn. 52: 9—14.

Kerzhner, I. M. & N. G. Strommer (1990): Oriental and Australian species of *Prostemma* (Heteroptera, Nabidae). — Rec. South Austral. Mus. 24: 27—34.

Lethierry, L. (1883): Insecta Hemiptera in Birmania (Minhla) a D. Comotto lecta. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 18: 649—650.

Naezer, H. W. (1951): A new species of *Gorpis* (Heteroptera — Nabidae) from Sumatra. — Treubia 21 (1): 115—116.

Paiva, C. A. (1919): Rhynchota from the Garo Hills, Assam. — Rec. Indian Mus. 16: 349—377.

Pant, C. D. (1953): A systematic catalogue of the main identified entomological collection of the Forest Research Institute, Dehra Dun. Part 18. Order Hemiptera (continued). Families Reduviidae, Cymicidae [Acanthiidae, part], Capsidae [Miridae] and Salidae [Acanthiidae, part]. — Indian Forest Leafl. 121 (3): 122—134.

Poppius, B. (1914): Zur Kenntnis der Miriden, Anthocoriden und Nabiden Javas und Sumatras. — Tijdschr. Ent. 56, suppl.: 100—187.

Remane, R. (1964): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Nabis* Latr. (Hemiptera Heteroptera, Nabidae). — Zool. Beitr. (N. F.) 10 (2): 253—314.

Ren Shu-Zhi (1981): Hemiptera: Berytidae, Enicocephalidae, Reduviidae, Nabidae. — In: Insects of Xizang 1: 173—185, Beijing.

Ren Shu-Zhi (1988 a): Hemiptera: Nabidae, Berytidae, Coreidae. — In: Insects of Mt. Namjagbarwa Region of Xizang: 111—120, Beijing.

Ren Shu-Zhi (1988 b): Coreidae, Stenocephalidae, Berytidae, Reduviidae and Nabidae from Xizang (Hemiptera-Heteroptera). — In: Agricultural insects, spiders, plant diseases and weeds of Xizang, 1, (1987): 93—101, s. l. (?Beijing) [Die Veröffentlichung am 1. X. 1988 ist am Ende des Buches nachgewiesen].

Reuter, O. M. (1908): Bemerkungen über Nabiden nebst Beschreibung neuer Arten. — Mém. Soc. ent. Belg. 15: 87—130.

Reuter, O. M. & B. Poppius (1909): Monographia Nabidarum orbis terrestris. Pars 1. — Acta Soc. Sci. Fenn. 37, 2: 1—62.

Seidenstücker, G. (1954): Ein neuer *Reduviolus* aus der *ferus*-Gruppe: *Nabis* (*R.*) *palifer* n. sp. — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul (B) 19 (2): 125—129.

Stål, C. (1860): Hemiptera. — In: Konglika Svenska Fregattens Eugenies resa omkring Jorden, 3 (1858): 219—298.

Stål, C. (1864): Hemiptera nonnula nova vel minus cognita. — Ann. Soc. ent. France (4) 4: 47—68.

Stål, C. (1866): Hemiptera Africana 3 (1865). — 200 S., Stockholm (Norstedt).

Stål, C. (1871): Hemiptera Insularum Philippinarum. — Ofvers. K. VetenskAkad. Förh. 27 (7), (1870): 607—776.

Stål, C. (1873): Enumeratio Hemipterorum, 3. — K. svenska VetenskAkad. Handl. 11 (2): 1—167.

Walker, F. (1873): Catalogue of the specimens of Hemiptera-Heteroptera in the collection of the British Museum, 7. — 213 S., London (Brit. Mus.).

Izyaslav M. Kerzhner, Zoologisches Institut der Akademie der Wissenschaften Rußlands, St. Petersburg, 199034 Rußland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 293—323	Bonn, Juli 1992

Die Puppen der mitteleuropäischen Bärenspinner (Lepidoptera, Arctiidae)

Jan Patočka

Abstract. The pupae of the Central European Arctiidae (44 species) are characterized, described and figured and a key for the determination of genera and species is added. The present system of this group is discussed on the basis of the pupal characters.

Key words. Lepidoptera, Arctiidae, C. Europe, pupal morphology, key.

Einleitung

Unsere Kenntnisse über die Puppen der mitteleuropäischen Bärenspinner (Arctiidae) sind nach wie vor unbefriedigend, obwohl ihre Bedeutung für Taxonomie und Systematik sowie für die Lösung weiterer theoretischer und praktischer Fragen weithin bekannt ist. Außer der allzu knappen Beschreibung in den Handbüchern gibt es nur wenige Arbeiten (z. B. Garcia Barros 1986, Patočka 1980, Speyer 1958), die einzelne Arten eingehender behandeln, bzw. ihre Bestimmung ermöglichen. Die vorliegende Arbeit soll diese Lücke ausfüllen.

Material und Methode

Das untersuchte Material (44 Arten) stammt vorwiegend aus der Puppensammlung des Verfassers, zu welcher viele Fachkollegen durch Überlassung von Material wesentlich beigetragen haben. Die Methodik der Untersuchung und der Darstellung entspricht der bei Patočka (1990) erläuterten. Nomenklatur und Systematik folgen Leraut (1980) und Svensson et al. (1987), die puppenmorphologische Terminologie Mosher (1916).

Allgemeine Puppen-Morphologie der Arctiidae

Größe ca. 7 bis 31 mm, tonnen-, seltener keilförmig, meist aber nach hinten stärker verjüngt (Abb. 1, 7, 78). Abdomen wenigstens am 1.—8. Segment, seltener auch am Thorax (hier insbesondere am Metanotum) fast stets mit Punktgrübchen (Abb 13, 28). Sekundäre Borsten kurz bis winzig, meist einzeln oder in Gruppen (Abb. 16, 70), seltener Abdomen überall gleichmäßig beborstet (Abb 156, 159). Labium verdeckt oder als ± kleines Dreieck erhalten, Palpen und Vordertibien nur ausnahmsweise sichtbar (Abb. 30, 33). Proboscis fast immer länger als die Vorderbeine, aber meist kürzer als die Vorderflügel (Abb. 72, 75); die Vorderbeine grenzen etwa gleichlang an die Oculi und die Antennae (Abb. 11, 123). Antennae schmal, so lang wie die Vorderflügel oder kürzer (Abb. 1, 7). Enden der Hinterbeine verdeckt (Abb. 102) oder klein, seltener groß (Abb. 11, 84). Vorderflügel voneinander isoliert (Abb. 3), oder kurz (Abb. 1) bis länger (Abb. 102) aneinander grenzend. Thorakale Spiracula meist klein. Metanotum frontal seicht bis tief ausgerandet. Hinterflügel bis zum 2., 3. oder 4. Abdominalsegment sichtbar (Abb. 2). Kremaster meist kurz (Abb. 54) bis mittellang (Abb. 87, 91, 150), seltener lang (Abb. 1), mit ± zahlreichen Häkchen oder am

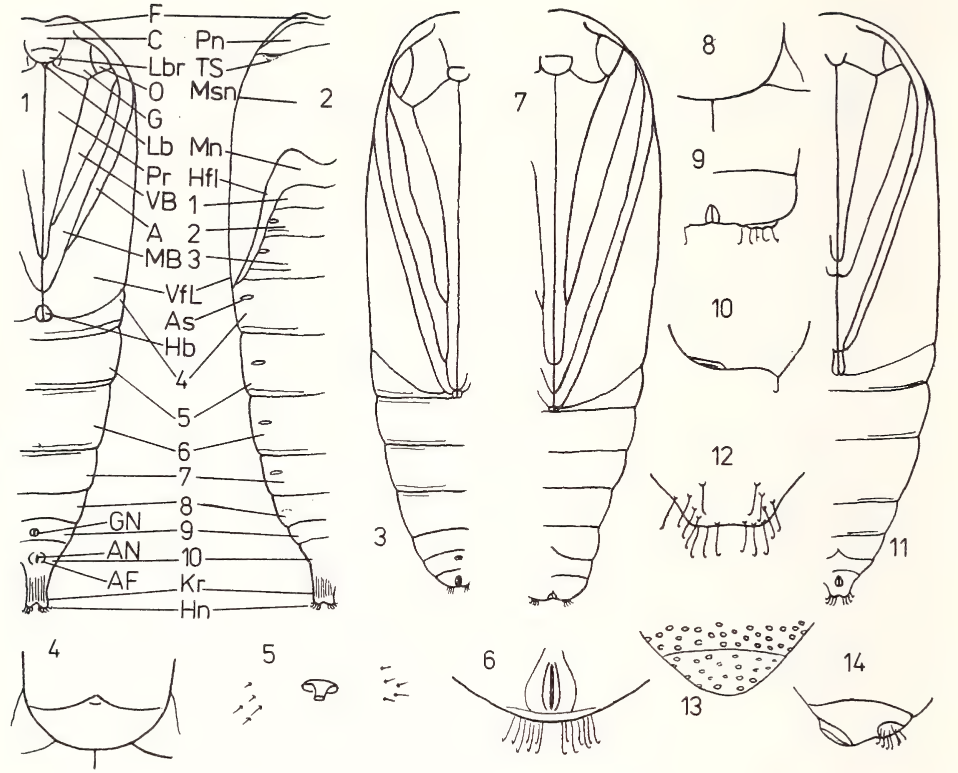


Abb. 1—2: *Hyphoraia aulica*, Abb. 3—6: *Miltochrista miniata*, Abb. 7—10: *Nudaria mundana*, Abb. 11—12: *Paidia murina* (nach Garcia Barros 1986), Abb. 13: *Atolmis rubicollis*, Abb. 14: *Cybosia mesomella*. 1, 3, 7, 11 — Habitusbild in Ventralsicht; 2 — in Dorsalsicht; 4, 8 — Labrum; 5 — abdominales Spiraculum, Borsten; 6 — Abdomenende in Ventralsicht; 9, 12, 13 — in Dorsalsicht; 10, 14 — in Lateralsicht.

Abkürzungen: A = Antennae, AF = Analfeld, AN = Analnaht, As = abdominale Spiracula, C = Clypeus, F = Frons, G = Genae, GN = Genitalnaht, HB = Hinterbeine, Hfl = Hinterflügel, Hn = Häkchen, Kr = Kremaster, Lb = Labium, Lbr = Labrum, MB = Mittelbeine, Mn = Metanotum, Msn = Mesonotum, O = Oculi, Pn = Pronotum, Pr = Proboscis, TS = thorakale Spiracula, VB = Vorderbeine, Vfl = Vorderflügel, 1—10. = 1.—10. Abdominalsegment.

Ende nagelkopfartigen Dornen (Abb. 57, 107), selten einzelnen langen Borsten (Abb. 54) versehen, manchmal fehlend oder ganz kurz, mit einzelnen kurzen Häkchen versehen (Abb. 6, 32, 41) und dann durch die fest am Puppenende haftende, letzte Raupen-Exuvie funktionell ersetzt.

Die Raupen der Arctiidae verpuppen sich in einem weichen, oberirdisch angelegten Kokon, der meist mit Raupenhaaren untermengt ist.

Bestimmungstabelle der Gattungen

(Die Gattungen *Tumatha* Walker, 1866, *Setina* Schrank, 1802 und *Pelosia* Hübner, 1819 konnten wegen Materialmangels nicht berücksichtigt werden.

1 Hinterleibsende ganz ohne Dornen oder Häkchen (Abb. 13, 47) oder nur mit 2–4 kleinen Häkchen. Kremaster fehlt (Abb. 24, 41) 2

— Hinterleibsende mit mehr als 4 Häkchen, Stacheln oder Dornen. Kremaster oft vorhanden (Abb. 9, 54, 57, 61) 6

2 (1) Proboscis kürzer als die Mittelbeine (Abb. 50) .... *Spiris*

— Proboscis länger als die Mittelbeine (Abb. 25, 151) 3

3 (2) Vorderflügel grenzen aneinander (Abb. 151) .... *Tyria*

— Vorderflügel voneinander isoliert (Abb. 25) 4

4 (3) Abdominalsegmente 9 und 10 dorsal mit Punktgrübchen (Abb. 13) .... *Atolmis*

— Abdominalsegmente 9 und 10 dorsal ohne Punktgrübchen (Abb. 26) 5

5 (4) Thorax dorsal (insbesondere Metanotum) mit Punktgrübchen. Antennae kaum kürzer als die Proboscis (Abb. 29) .... *Eilema*

— Thorax dorsal ohne Punktgrübchen. Antennae kürzer als die Proboscis (Abb. 42) .... *Lithosia*

6 (1) Hinterleibsende mit Häkchen oder schlanken Stacheln (Abb. 12, 60, 61, 83, 90) . 7

— Hinterleibsende mit stumpfen, am Ende nagelkopfartigen Dornen (Abb. 57, 63, 66) 23

7 (6) Proboscis kürzer als die Vorderbeine, die aneinandergrenzen (Abb. 11) .... *Paidia*

— Proboscis länger als die Vorderbeine, diese voneinander isoliert (Abb. 1, 3) 8

8 (7) Abdomen, besonders sein Endteil, gleichmäßig mit Sekundärborsten bedeckt (Abb. 156, 159) 9

— Abdomen höchstens im Bereich der ehemaligen Raupenwarzen mit einzelnen Gruppen von Sekundärbosten (Abb. 16, 70). Letztes Abdominalsegment (abgesehen vom Kaudalende bzw. Kremaster) ohne Borsten und Häkchen (Abb. 6, 59, 61) 10

9 (8) 8. Abdominalsegment im Basalteil mit Punktgrübchen. Puppe schlank, Abdomen verjüngt (Abb. 154), 13–16 mm lang .... *Syntomis*

— 8. Abdominalsegment ohne Punktgrübchen. Puppe gedrungener, stumpfer (Abb. 157), ca. 9 mm lang .... *Dysauxes*

10 (8) Kremaster entwickelt, manchmal nur schwach. In diesem Fall Borsten bzw. Häkchen länger als die Analnaht (Abb. 54, 145) 14

— Kremaster nicht entwickelt. Häkchen am Abdomen kürzer als die Analnaht (Abb. 6, 9, 49) 11

11 (10) Proboscis kürzer als die Mittelbeine. Abdomen distal abgestutzt (Abb. 7, 9) *Nudaria*

— Proboscis länger als die Mittelbeine, Abdomen abgerundet (Abb. 3, 15, 18, 51). 12

12 (11) Punktgrübchen am Abdomen (auch bei 30facher Vergrößerung) und Labium (Abb. 3, 4) nicht sichtbar. Intersegmente am Abdomen hell .... *Miltochrista*

— Punktgrübchen am Abdominalsegment 1–8 und das Labium (Abb. 17, 40) sichtbar. Intersegmente am Abdomen nicht hell 13

13 (12) Grenze Proboscis/Antenna und Proboscis/Mittelbein etwa gleich lang (Abb. 15). Borsten einfach .... *Cybosia*

— Grenze Proboscis/Antenna wenigstens 4x kürzer (Abb. 51). Borsten z. T. hakenförmig (Abb. 83) .... *Coscinia*

14 (10) Kremaster kurz und breit, mit nur 8 schlanken Borsten, die am Ende nicht hakenartig sind (Abb. 54) .... *Utetheisa*

— Kremaster länger, oft keilförmig, distal abgestutzt oder eingekerbt. Borsten zahlreicher, hakenartig (Abb. 59, 61, 100) 15

15 (14) Kremaster (in Ventral- oder Dorsalansicht) median eingekerbt bzw. gespalten. Häkchen nicht oder kaum länger als der Kremaster selbst (Abb. 59, 61) 16

— Kremaster nicht gespalten, nur manchmal leicht eingebuchtet. Häkchen immer länger als der Kremaster selbst (Abb. 96, 149) 17

16 (15) Kremaster lang, Häkchen viel kürzer als seine Länge (Abb. 59). Puppe 16—22 mm lang .... *Hyphoraia*

— Kremaster kürzer, Häkchen etwa von halber Kremasterlänge (Abb. 61). Puppe ca. 30 mm lang .... *Pericallia*

17 (15) Labialpalpen und Vordertibien sichtbar (Abb. 81) .... *Holoarctia*

— Labialpalpen und Vordertibien nicht sichtbar 18

18 (17) Proboscis länger als die Mittelbeine (Abb. 97, 141) 19

— Proboscis kürzer als die Mittelbeine (Abb. 88, 123) 20

19 (18) Vorderflügel voneinander isoliert (Abb. 141) Kremaster kaum gerunzelt (Abb. 144, 149) .... *Callimorpha*

— Vorderflügel berühren einander. Kremaster stark gerunzelt (Abb. 97, 100, 101) .... *Rhyparia*

20 (18) Thorakales Spiraculum groß (Abb 89, 94). Kremaster am Ende abgestutzt, in Ventralsicht breit (Abb. 90, 96). Labrum schaufelförmig (Abb. 93) .... *Diacrisia*

— Thorakales Spiraculum klein, spaltenförmig. Kremaster kegelförmig, nur die Spitze manchmal abgestutzt (Abb. 86, 125, 136). Labrum oft trapezförmig, Ecken abgerundet (Abb. 124, 134) 21

21 (20) Labium relativ groß, länglich (Abb. 124). An der Basis der Antennae keine Höcker (Abb. 123). Kremaster relativ kurz (Abb. 125). Puppe nicht bereift .... *Phragmatobia* p. p.

— Labium klein, kürzer (Abb. 85, 134). An der Basis der Antennae je ein kleiner Höcker (Abb. 84, 133). Puppe weiß oder bläulich bereift 22

22 (21) Längste Häkchen am Kremaster länger als Kremaster selbst (Abb. 126). Kremaster in Lateralsicht nicht ventralwärts geneigt. Puppe 12—14 mm lang .... *Chelis*

— Längste Häkchen am Kremaster nicht länger als der Kremaster selbst. Kremaster in Lateralsicht ventralwärts geneigt (Abb. 87). Puppe 14—18 mm lang .... *Grammia*

23 (6) Proboscis deutlich kürzer als die Mittelbeine, die aneinandergrenzen (Abb. 55, 78) 26

— Proboscis nicht kürzer als die Mittelbeine, diese grenzen nicht aneinander (Abb. 75, 137) 24

24 (23) Enden der Hinterbeine nicht oder kaum sichtbar. Vorderflügel grenzen relativ lang aneinander (Abb. 137). Puppe 13—16 mm lang .... *Eucharia*

— Enden der Hinterbeine deutlich, Vorderflügel grenzen kurz oder überhaupt nicht aneinander (Abb. 68, 75). Kremaster besonders dorsal gerunzelt (Abb. 66, 77). Puppe meist über 20 mm lang 25

25 (24) Mittelbeine und Proboscis fast so lang wie die Vorderflügel, diese voneinander isoliert (Abb. 75). Labium sehr klein (Abb. 76) .... *Ammobiota*

— Mittelbeine und Proboscis kürzer als die Vorderflügel, diese berühren sich oder grenzen kurz aneinander (Abb. 65, 68, 72). Labium relativ groß, dreieckig (Abb. 62, 69) .... *Arctia*

26 (23) Puppe über 20 mm lang 25

— Puppe unter 18 mm lang 27

27 (26) Dornen am Kremaster viel kürzer (etwa halb so lang) als der Kremaster selbst (Abb. 57). Vorderflügel grenzen nicht aneinander (Abb. 55) .... *Parasemia*

— Dornen am Kremaster nicht oder wenig kürzer als der Kremaster selbst (Abb. 104, 114, 122). Vorderflügel grenzen deutlich aneinander (Abb. 102, 112) 28

28 (27) Kremaster relativ groß, dick, nicht zweilappig, etwa so lang wie seine Dornen (Abb. 104). Genae grenzen höchstens ganz kurz an die Vorderbeine. Vorderbeine wenig kürzer als die Proboscis, Antennae kürzer als die Mittelbeine (Abb. 102). *Hyphantria*

— Kremaster klein (Abb. 80), deutlich kürzer als seine Dornen (Abb. 107, 113, 118), bzw. zweilappig (Abb. 114, 122). Proboscis länger als die Vorderbeine, Mittelbeine länger als die Antennae (Abb. 78) 29

29 (28) Kremaster klein, so lang wie breit (Abb. 80). Punktgrübchen am 4.—6. Abdominalsegment groß, dicht (Abb. 130) 30

— Kremaster kurz und breit, manchmal zweilappig (Abb. 113, 118, 122). Punktgrübchen am 4.—6. Abdominalsegment kleiner, nicht so dicht stehend 31

30 (29) Kremaster in Lateralsicht nicht ventralwärts geneigt, in Ventral- und Dorsalsicht seine Dornen schräg orientiert, in zwei Gruppen geteilt (Abb. 131). Am 9. und 10. Abdominalsegment große Punktgrübchen .... *Phragmatobia* p. p.

— Kremaster in Lateralsicht etwas ventralwärts geneigt, in Ventral- und Dorsalsicht seine Dornen fast parallel in einer Gruppe (Abb. 80). 9. und 10. Abdominalsegment ohne Punktgrübchen .... *Ocnogyna*

31 (29) Sekundärborsten am Abdomen auch bei 100facher Vergrößerung nicht sichtbar (Abb. 121). 9. Abdominalsegment mit Punktgrübchen. Labrum mit einer gerunzelten Querrinne, Labium relativ groß (Abb. 120). Kremaster mittellang, in Dorsal- und Ventralsicht tief gespalten (Abb. 122) .... *Cycnia*

— Sekundärborsten am Abdomen (z. B. nahe der Spiracula, Abb. 117) sichtbar. 9. Abdominalsegment ohne Punktgrübchen. Labrum ohne Querrinne, Labium meist klein (Abb. 105, 116). Kremaster oft entweder ganz kurz (Abb. 113) oder nicht gespalten (Abb. 118), zuweilen aber auch zweilappig (Abb. 114) 32

32 (31) Puppe recht gedrungen (Abb. 115). Metanotum mit Punktgrübchen. Vorderflügel grenzen relativ kurz aneinander (Abb. 115). Kremaster mittellang, nicht gespalten (Abb. 118) .... *Diaphora*

— Puppe weniger gedrungen (Abb. 112). Metanotum ohne Punktgrübchen. Vorderflügel grenzen länger aneinader (Abb. 112). Kremaster entweder kurz (Abb. 107, 113) oder zweilappig (Abb. 114).. *Spilosoma*

Unterfamilie Lithosiinae

Anhand der Puppenmerkmale nicht eindeutig von den Arctiinae unterscheidbar. Kremaster fehlend oder kurz, wenig abgesetzt, sein Ende mit oder ohne feine Häkchen, diese nicht länger als die Analnaht (Abb. 6, 12, 27, 41). Kremaster funktionell durch die letzte Raupen-Exuvie ersetzt, welche fest am Abdomenende haftet. Antennae oft so lang wie die Vorderflügel, diese daher häufig voneinander isoliert. Körperumriß in Ventral- oder Dorsalsicht langoval (Abb. 3).

Gattung *Miltochrista* Hübner, 1819

Puppe klein, relativ schlank. Punktgrübchen nicht sichtbar. Antennen so lang wie die Vorderflügel, Proboscis nur wenig kürzer, grenzt an die Mittelbeine etwa 2x so lang wie an die Antennae. Labium nicht sichtbar. Grenze zwischen (Mandibulae + Genae) und Proboscis relativ schräg. Spiracula erhaben. Kremaster winzig mit kurzen Häkchen. In Mitteleuropa eine Art.

Miltochrista miniata (Forster, 1761) (Abb. 3—6)
Untersuchtes Material: 2 ♂, Dänemark. Puppe 10,5 x 3,2 mm, rötlich braun, glänzend, Intersegmente heller, Skulptur undeutlich. Borsten fein. Clypeus lang, Genae schmal, grenzen relativ steil an die Proboscis. Labrum klein, abgerundet, Labium nicht sichtbar. Genae grenzen deutlich an die Vorderbeine, diese kurz an die Antennae. Enden der Hinterbeine deutlich sichtbar. Thorakale Spiracula relativ groß, abdominale klein, oval. Metanotum vorne breit ausgeschnitten. Hinterflügel bis über ⅓ vom 3. Abdominalsegment sichtbar. Analfeld erhaben. Häkchen am Ende des Abdomens ungleich lang.

Gattung *Nudaria* Haworth, 1809

Puppe klein, mit Zeichnung, relativ gedrungen, vorne stumpf, hinten verschmälert und am Ende abgestutzt. Mikroskulptur fein, aber keine Punktgrübchen. Labium fehlt. Proboscis kürzer als die Mittelbeine, Antennae so lang wie die Vorderflügel. Kremaster fehlt, am Abdomenende kurze Häkchen auf je einer sanften Erhabenheit. In Mitteleuropa eine Art.

Nudaria mundana (Linnaeus, 1761) (Abb. 7—10)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Dänemark. Puppe 7,4 x 2,7 mm, hell grünlich oder gelblich, glänzend, Augen schwarz, subdorsale Fleckenzeichnungen hell. Sekundäre Borsten relativ groß, bleich. Clypeus kürzer als bei *M. miniata*, Genae grenzen an die Proboscis bogenförmig, weniger schräg, Labrum breit, abgerundet, Proboscis grenzt kurz an Oculi. Vorderbeine kürzer als die Proboscis, grenzen mittellang an die Antennae. Enden der Hinterbeine winzig. Metanotum vorne mäßig tief, breit abgerundet ausgeschnitten. Hinterflügel bis ⅔ vom 3. Abdominalsegment sichtbar.

Gattung *Paidia* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, gedrungen, vorne abgerundet, Abdomenende ziemlich spitz. Labium sichtbar. Proboscis kürzer als die Vorderbeine, Antennae kürzer als die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine relativ groß. Kremaster klein mit kurzen Häkchen. In Mitteleuropa nur eine Art.

Paidia murina (Hübner, 1790) (Abb. 11, 12)
Puppe nach Garcia Barros (1986) ockerbraun mit grünlichen Dorsal- und Subdorsalstreifen, am Abdomen kurze sekundäre Borsten. Labrum abgerundet. Labium nicht sichtbar. Vorderbeine grenzen kurz aneinander. Mittelbeine und Antennae fast gleich lang, kürzer als die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine länger als breit. Metanotum tief, breit ausgeschnitten, Hinterflügel nur bis ¼ vom 3. Abdominalsegment sichtbar. Kremaster breit, wenig abgesetzt mit 16—20 Häkchen.

Gattung *Atolmis* Hübner, [1819] 1816

Puppe in Ventralsicht oval, relativ gedrungen. Morphologisch wie bei *Eilema*, die groben Punktgrübchen jedoch am Metanotum und am ganzen Abdomen. In Mitteleuropa nur eine Art.

Atolmis rubricollis (Linnaeus, 1758) (Abb. 13)
Untersuchtes Material: 1 ♂ (ohne Fundort, aus dem Naturhistorischen Museum Wien). Puppe 8 x 4 mm, tonnenförmig, dunkel rotbraun, glänzend, auch am 10. Abdominalsegment grobe Punktgrübchen. Kremaster und Häkchen am Abdomenende fehlen.

Gattung *Cybosia* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, relativ gedrungen, hinten spitzer als vorne. Abdomen mit Punktgrübchen. Labium dreieckig, klein. Proboscis, Antennae und Vorderflügel fast gleichlang, Proboscis grenzt an die Mittelbeine wenig kürzer als an die Antennae. Enden der Hinterbeine klein. In Mitteleuropa nur eine Art.

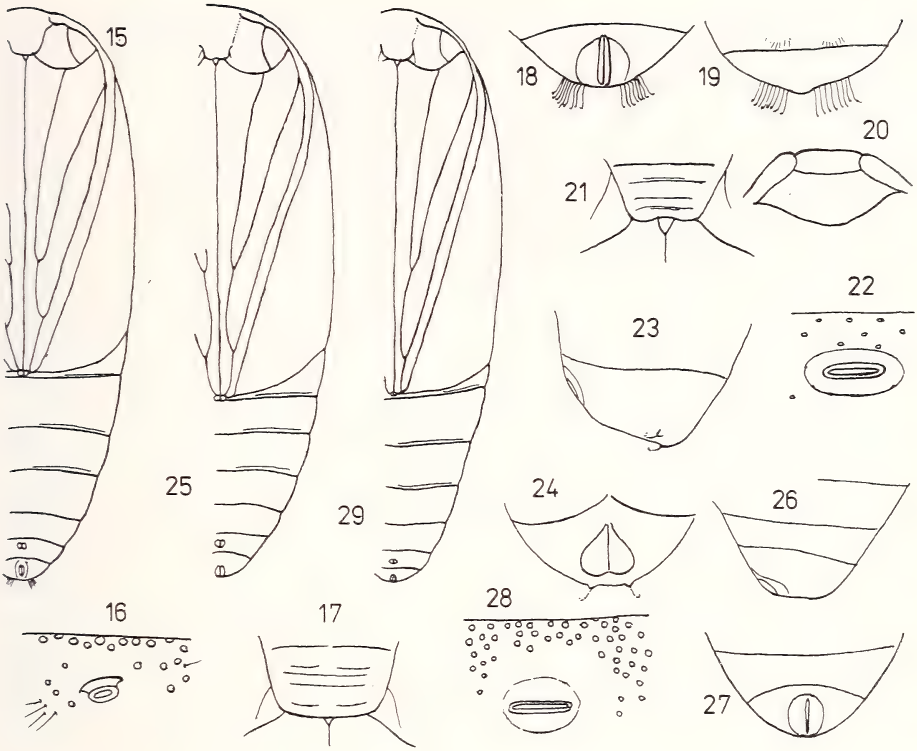


Abb. 15—20: *Cybosia mesomella*, Abb. 21: *Eilema sororcula*, Abb. 22: *E. deplana*, Abb. 23—24: *E. sororcula*, Abb. 25—28: *E. griseola*, Abb. 29: *E. complana*. 15, 25, 29 — Habitusbild in Ventralsicht; 16, 22, 28 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen bzw. Borsten; 17, 21 — Labrum, Labium; 18, 24, 27 — Abdomenende in Ventralsicht; 19 — in Dorsalsicht; 20 — Vorderteil der Puppe in Dorsalsicht (Pronotum); 23, 26 — Abdomenende in Lateralsicht.

Cybosia mesomella (Linnaeus, 1758) (Abb. 14—20)
Untersuchtes Material: 4 ♂, Dänemark. Puppe 8—9 x 3,3—3,7 mm, rötlich braun, glänzend. Skulptur fein. Kopf und Thorax schwach gerunzelt, 1.—8. Abdominalsegment mit nicht sehr dicht stehenden Punktgrübchen, sekundäre Borsten winzig. Clypeus ziemlich kurz. Labrum breit, fast viereckig, Ecken abgerundet. Vorderbeine grenzen kurz an die Genae, mittellang an die Antennae. Pronotum breit, hinten stark gebogen (Abb. 20). Metanotum breit, tief ausgeschnitten. Hinterflügel bis zum Kaudalrand des 3. Abdominalsegments sichtbar. Thorakale Spiracula wenig auffällig, abdominale relativ klein, oval, erhaben. Analfeld ebenfalls erhaben. Kremaster fehlt. Ende des Abdomens abgerundet, mit etwa 16 bleichen kurzen Häkchen.

Gattung *Eilema* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, länglich oval. Labium ± deutlich, dreieckig. Antennae so lang wie die Vorderflügel, Proboscis nur wenig kürzer, grenzt an die Mittelbeine etwa doppelt so lang wie an die Antennae. Enden der Hinterbeine klein bis sehr klein. Am Thorax (wenigstens am Metanotum) und am 1.—8. Abdominalsegment Punktgrübchen. Kremaster fehlt. Ende des Abdomens ohne oder mit 1—2 Paaren von winzigen Häkchen.

Bestimmungstabelle der Arten [Puppen von *E. lutarella* (Linnaeus, 1758), *E. pygmaeola* (Doubleday, 1847) und *E. pseudocomplana* (Daniel, 1939) lagen nicht vor]:

1	Abdomenende mit Häkchen (Abb. 24, 41)	2
—	Abdomenende ohne Häkchen (Abb. 27, 37)	3
2 (1)	Abdomenende mit 1 Häkchenpaar (Abb. 24)	*E. sororcula*
—	Abdomenende mit 2 Häkchenpaaren (Abb. 41)	*E. deplana*
3 (1)	Puppe relativ gedrungen (Abb. 25). Spiracula am Abdomen schmal elliptisch (Abb. 28)	*E. griseola*
—	Puppe relativ schlanker (Abb. 29). Spiracula am Abdomen breiter (Abb. 36, 38)	4
4 (3)	An der Basis des 4. Abdominalsegments die Punktgrübchen wenigstens halb so groß wie die Breite des Spiraculums und ihre Entfernung voneinander stellenweise nicht größer als ihre Breite (Abb. 36)	5
—	An der Basis des 4. Abdominalsegments die Punktgrübchen kleiner als die Hälfte der Breite des Spiraculums und ihre Entfernung voneinander größer als ihr Durchmesser (Abb. 38)	6
5 (4)	Puppe dunkel- (Exuvie hell-) rotbraun. Vorderflügel stärker skulpturiert, Abdomen in Lateralsicht spitzer	*E. palliatella*
—	Puppe hell- (Exuvie gelblich-) rotbraun, Vorderflügel schwächer skulpturiert, Abdomen in Lateralsicht stumpfer.	*E. complana*
6 (4)	Analfeld klein, mit Eindrücken, Analnaht relativ dick (Abb. 39)	*E. lurideola*
—	Analfeld groß, ohne Eindrücke, Analnaht fein (Abb. 32)	*E. caniola*

Eilema sororcula (Hufnagel, 1766) (Abb. 23, 24)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Slowakei. Puppe 9 x 4 mm, schwach glänzend, rotbraun, Exuvie heller. Skulptur mittelgrob, Thorax dorsal und 1.—8. Abdominalsegment (vereinzelt auch das 9.) mit mittelgroßen Punktgrübchen. Grenze der Genae an die Proboscis mäßig gebogen. Labrum trapezförmig, hinten mäßig konkav, Labium länglich dreieckig. Ende des Abdomens in Ventralsicht mittelstumpf abgerundet, Analfeld relativ glatt, die schmale Analnaht mit schwachen Wellen. Kremaster fehlt praktisch. Am Abdomenende gibt es jedoch zwei kleine spitze Höcker, die kleine Häkchen tragen (an der untersuchten Puppe waren die Häkchen abgebrochen).

Eilema griseola (Hübner, 1803) (Abb. 25—28, 30)
Untersuchtes Material: 1 ♂, Dänemark. Puppe 10,2 x 4 mm, relativ gedrungen, rotbraun glänzend. Kopf und Thorax fein gerunzelt, Metanotum und 1.—7. Abdominalsegment sowie Basis vom 8. Abdominalsegment mit feinen, dichten Punktgrübchen. Borsten am Abdomen kurz und dünn. Labrum quadratisch mit abgerundeten Ecken, Labium relativ klein. Grenze Genae/Proboscis bogenförmig. Proboscis grenzt mehr als doppelt so lang an die Mittelbeine als an die Antennae. Enden der Hinterbeine klein. Metanotum mitteltief, bogenförmig ausgeschnitten. Hinterflügel bis zu ⅔ des 3. Abdominalsegments sichtbar. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen länglich oval, erhaben. Ende des Abdomens relativ spitz abgerundet, ohne Kremaster und Häkchen. Analfeld wenig erhaben.

Eilema caniola (Hübner, 1808) (Abb. 31, 32)
Untersuchtes Material: 1 ♂, ohne Fundort (Zool. Mus. Kopenhagen). Puppe 10 x 3,4 mm, etwas schlanker als *E. complana*, Färbung trüb braun. Skulptur fein, auch die Punktgrübchen am Abdomen fein, weit auseinander. Borsten ebenfalls fein. Labrum mehr abgerundet trapezförmig, hinten etwas konkav, quergerunzelt, Labium ziemlich groß. Grenze Genae/Proboscis bogenförmig. Abdominale Spiracula breiter elliptisch (vgl. Abb. 38), Abdomenende stumpfer als bei *E. griseola* und *E. complana*, Analfeld groß, Analnaht fein. Kremaster und Häkchen fehlen.

Eilema palliatella (Scopoli, 1763) (Abb. 33, 34)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 1 ♀, Slowakei. Puppe 10—12 x 3,6—4 mm, *E. complana* ähnlich, aber wesentlich dunkler, dunkelbraun, Exuvie rotbraun. Skulptur am Kopf, Thorax und insbesondere an den Vorderflügeln deutlich gröber, am Abdomen ähnlich, aber mit relativ großen und dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten relativ größer, schwärzlich. Labrum mit deutlichen Ecken, Labium relativ groß. Proboscis grenzt an die Mittelbeine etwa 2x länger als an die Antennen. Abdomenende in Lateralsicht spitzer als bei *E. complana*. Lateral von der Analnaht Längsrunzeln, jedoch keine Höcker.

Eilema complana (Linnaeus, 1758) (Abb. 29, 35—37)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 2 ♀, Slowakei. Puppe 9,5—11 x 3,4—3,9 mm, etwas schlanker als *E. griseola*, vor dem Abdomenende in Lateralsicht konkav. Färbung heller rotbraun, Exuvie gelbrotbraun, glänzend, Skulptur mittelfein, an den mittleren Abdominalsegmenten gröber. Kopf, Thorax und Vorderflügel schwächer als bei der vorigen Art gerunzelt. Am Pro- und Mesonotum spärliche, feine, am Metanotum subdorsal gröbere Punktgrübchen. Am 4.—6. Abdominalsegment im Basalteil Punktgrübchen relativ grob und dicht, Spiracula relativ breit, Borsten klein, aber deutlich. Labrum mit abgerundeten Ecken, Labium mittelgroß. Grenze Genae/Proboscis bogenförmig, Grenze zu den Vorderbeinen relativ kurz. Proboscis grenzt an die Mittelbeine wenigstens 3x so lang wie an die Antennae. Enden der Hinterbeine sichtbar, sehr klein. Ende des Abdomens mittelstumpf, abgerundet, ohne Kremaster und Häkchen. Analnaht fein mit etwas hervorstehenden Seitenwällen, lateral davon je eine sanfte Erhöhung.

Eilema lurideola (Zincken, 1817) (Abb. 38, 39)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 3 ♀, Tschechoslowakei. Puppe 9,5—12 x 3—3,4 mm. Körperform wie bei *E. complana*, Skulptur deutlich feiner. Punktgrübchen am 4.—6. Abdominalsegment klein, nicht sehr dicht, Spiracula relativ breit. Labrum dem von *E. complana* ähnlich. Genae grenzen an die Proboscis weniger bogenförmig. Ende des Abdomens stumpfer, in Lateralsicht Abdomen vor dem Ende kaum konkav, Analfeld klein, mit Eindrücken, Analnaht relativ dick.

Eilema deplana (Esper, 1787) (Abb. 22, 40, 41)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 2 ♀, Slowakei. Puppe 9—12 x 4—5 mm, rotbraun, Exuvie heller, glänzend. Kopf und Thorax, auch die Vorderflügel relativ stark gerunzelt.

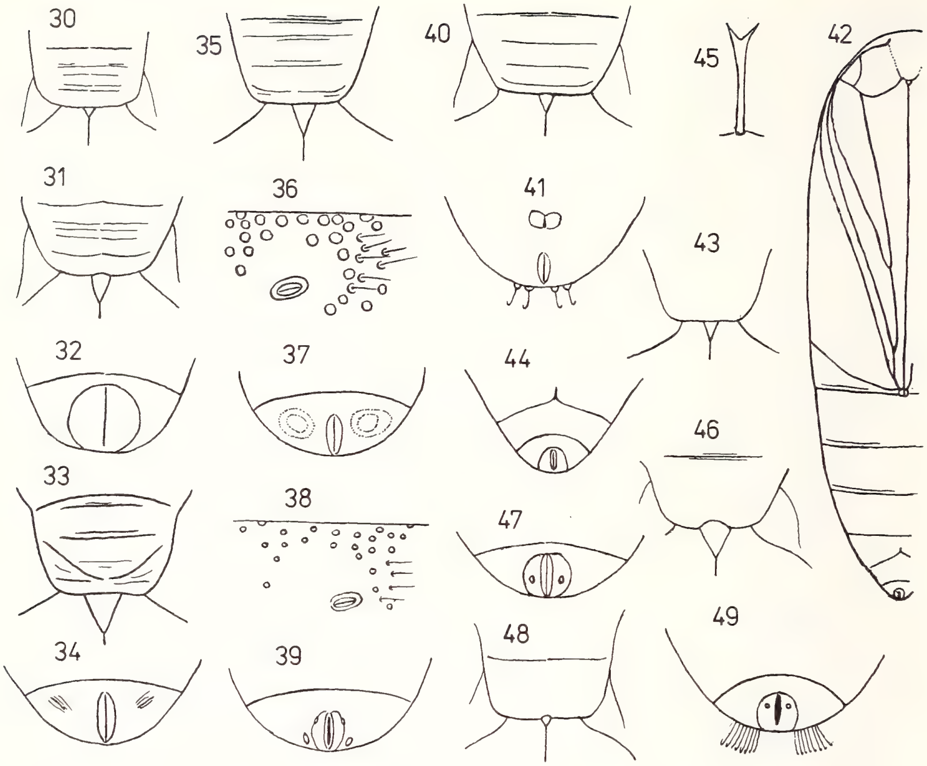


Abb. 30: *Eilema griseola*, Abb. 31—32: *E. caniola*, Abb. 33—34: *E. palliatella*, Abb. 35—37: *E. complana*, Abb. 38—39: *E. lurideola*, Abb. 40—41: *E. deplana*, Abb. 42—44: *Lithosia quadra*, Abb. 45—47: *Spiris striata*, Abb. 48—49: *Coscinia cribraria*. 30, 31, 33, 35, 40, 43, 46, 48 — Labrum, Labium; 32, 34, 37, 39, 41, 44, 47, 49 — Abdomenende in Ventralsicht; 36, 38 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen, Borsten; 42 — Habitusbild in Ventralsicht; 45 — Borste am Abdomen.

Punktgrübchen klein, weit auseinander. Spiracula am Abdomen schmal, länglich. Labrum trapezförmig, gerunzelt, Labium relativ klein. Ende des Abdomens mittelstumpf, abgerundet, Analnaht klein, ihre Lateralwälle erhaben. Kremaster fehlt. Abdomenende mit 2 Paaren winziger Häkchen auf kleinen Pinnacula.

Gattung *Lithosia* Fabricius, 1798

Der *Eilema* ähnlich, größer, Abdomenende spitzer zulaufend, distal abgerundet. Punktgrübchen am Thorax fehlen. Antennae kürzer als die Vorderflügel und Proboscis. Ohne Kremaster und Endhäkchen. In Mitteleuropa nur eine Art.

Lithosia quadra (Linnaeus, 1758) (Abb. 42—44)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀, Slowakei. Puppe 11,5—15 x 4,5—5,5 mm, dunkel rötlich- oder schwarzbraun, Exuvie heller, fein skulpturiert, glänzend. Kopf und

Thorax nur stellenweise schwach gerunzelt, 1.—8. Abdominalsegment mit relativ seichten, mittelgroßen, im Vorderteil der Segmente dichter stehenden Punktgrübchen. Borsten am Abdomen kurz, gelblich. Labrum trapezförmig, ± glatt, Clypeus undeutlich abgeteilt, Labium relativ klein. Grenze zwischen Genae und Proboscis bogenförmig. Genae grenzen kurz an die Vorderbeine, diese auch nur relativ kurz an die Antennae. Naht zwischen Proboscis und den Mittelbeinen wenigstens 3x länger als zwischen ihr und den Antennae. Hinterbeine klein. Thorakale Spiracula spaltenförmig, abdominale elliptisch, in einem breiteren Hof. Hinterflügel fast bis zum Kaudalrand vom 3. Abdominalsegment sichtbar. Analfeld relativ klein, glatt, Seitenwälle der Analnaht kaum erhaben. Abdomenende ziemlich spitz zulaufend, abgerundet.

Unterfamilie Arctiinae

Puppe mittelgroß bis groß, meist relativ gedrungen, vorne mehr oder weniger stumpf abgerundet, Abdomenende in Ventralsicht kegelförmig, Seiten der Einzelsegmente ± vorgewölbt (Abb. 55), zuweilen auch insgesamt stärker kegelförmig (Abb. 1), oder aber in Ventralsicht oval, ähnlich den Lithosiinae (Abb. 50, 51). Kremaster meist vorhanden, kurz bis mittellang, selten lang, mit wenigstens 8, meist aber mehr kurzen bis langen Häkchen (Abb. 82, 90) oder am Ende nagelkopfartigen Dornen (Abb. 107), seltener langen Borsten (Abb. 54). Selten fehlt der Kremaster; Abdomenende dann mit oder ohne kurze Häkchen (Abb. 47, 49). Proboscis und Antennae fast immer kürzer als die Vorderflügel. Diese daher selten voneinander isoliert (Abb. 51, 141), meist kurz oder länger aneinander grenzend (Abb. 72, 137). Metanotum meist relativ kurz und Hinterflügel gewöhnlich bis zum 4. Abdominalsegment sichtbar (Abb. 2).

Gattung *Spiris* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, fast walzenförmig, vorne und hinten stumpf abgerundet. Labium sichtbar. Proboscis kurz, aber länger als die Vorderbeine, Mittelbeine länger als die Proboscis und auch als die Antennae, kürzer als die Vorderflügel, diese grenzen mittellang aneinander, Hinterbeine nicht sichtbar. Borsten am Körper teilweise gegabelt. Kremaster und Endhäkchen fehlen. In Mitteleuropa nur eine Art.

Spiris striata (Linnaeus, 1758) (Abb. 45—47, 50)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀, Dänemark, Slowakei. Puppe 9—12 x 3—4,5 mm, dunkel rotbraun, ± glänzend, Skulptur mittelfein. Kopf und Thorax stellenweise (Oculi, Frons, Clypeus) stärker quergerunzelt, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit mittelgroßen, relativ dicht stehenden Punktgrübchen, diese einzeln auch am 9. Abdominalsegment. Borsten in Gruppen, kurz. Labrum abgerundet, Labium ziemlich groß. Genae grenzen an die Proboscis fast horizontal, sanft bogenförmig. Mittelbeine grenzen fast 2x länger aneinander als an die Proboscis, Grenze Mittelbein/Vorderflügel sogar noch etwas kürzer. Vorderbeine kurz, grenzen ganz kurz an die Genae, mittellang an die Antennae. Vorderflügel grenzen etwa gleichlang an die Mittelbeine und aneinander. Thorakale Spiracula relativ groß, abdominale länglich oval. Metanotum mittelkurz, mäßig tief abgerundet ausgeschnitten, Hinterflügel im

Mittelteil verbreitert, bis ¼ vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Analnaht mit erhabenen Lateralwällen, lateral davon kleine Erhabenheiten. Kremaster und Endhäkchen fehlen. Die letzte Raupenexuvie haftet am Analende der Puppe.

Gattung *Coscinia* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, hinten etwas spitzer abgerundet, Umriß in Ventralsicht den Lithosiinae ähnlich. Proboscis fast so lang wie die Vorderflügel, grenzt an die Hinterbeine. Antennae etwas kürzer als die Proboscis, Mittelbeine etwas kürzer als die Antennae. Vorderbeine relativ länger als bei *Spiris*. Körperborsten hakenförmig (ähnlich Abb. 83). Kremaster fehlt, kurze Endhäkchen vorhanden. In Mitteleuropa nur eine Art.

Coscinia cribraria (Linnaeus, 1758) (Abb. 48, 49, 51)
Untersuchtes Material: 1 ♂, ohne Fundort (Zool. Mus. Kopenhagen). Puppe 10 x 4 mm, rotbraun, Exuvie heller, glänzend, Skulptur fein. Kopf und Thorax kaum gerunzelt. 1. Abdominalsegment mit spärlichen, 3.—8. mit zahlreichen, feinen, mäßig dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten deutlich. Labrum breit abgerundet, kaudal etwas konkav, Labium winzig. Proboscis berührt die kleinen Hinterbeine, grenzt lang an die Mittelbeine, kurz an die Antennae und Vorderflügel, diese voneinander isoliert. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen relativ klein, länglich oval, erhaben. Metanotum vorne seicht, breit bogenförmig ausgeschnitten. Hinterflügel nur bis ⅔ vom 3. Abdominalsegment sichtbar. Analnaht mit hervortretenden Wällen, Analfeld mittelgroß, mit zwei rundlichen Vertiefungen. Kremaster fehlt, am Analende zwei Gruppen dichtgedrängter, kurzer Häkchen beiderseits der Mitte.

Gattung *Utetheisa* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, schlank, Umriß in Ventralsicht wie bei den Lithosiinae. Labium relativ groß. Proboscis wenig kürzer als die Vorderflügel, grenzt an die Mittelbeine rd. 4x länger als an die Vorderflügel, Antennae etwas kürzer als die Mittelbeine. Kremaster kurz, breit, mit 8 langen steifen Borsten. In Mitteleuropa eine Art als seltener Zuwanderer aus dem Süden.

Utetheisa pulchella (Linnaeus, 1758) (Abb. 52—54)
Untersuchtes Material: 1 ♂, ohne Fundort (Naturhist. Mus. Wien). Puppe 11 x 3,5 mm, dunkelbraun (Exuvie braun) mit heller Zeichnung, insbesondere auch die Segmenteinschnitte hell. Dunkel sind die Nervatur der Vorderflügel und Fleckenzeichnungen dorsal am Thorax. Skulptur am Thorax fein, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit mäßig feinen, nicht sehr dicht stehenden Punktgrübchen. Am Abdomen kurze Primärborsten. Clypeus undeutlich abgegrenzt, Labrum abgerundet trapezförmig, Kaudalrand konkav. Vorderbeine relativ kurz, grenzen deutlich an die Genae. Enden der Hinterbeine klein. Vorderflügel voneinander isoliert. Thorakale Spiracula spaltenförmig. Metanotum breit, vorne seicht konkav. Hinterflügel bis ⅕ vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Analfeld relativ groß, Übergang zur Basis des Kremasters steil. Borsten D_1 entspringen von der Dorsalseite des Kremasters.

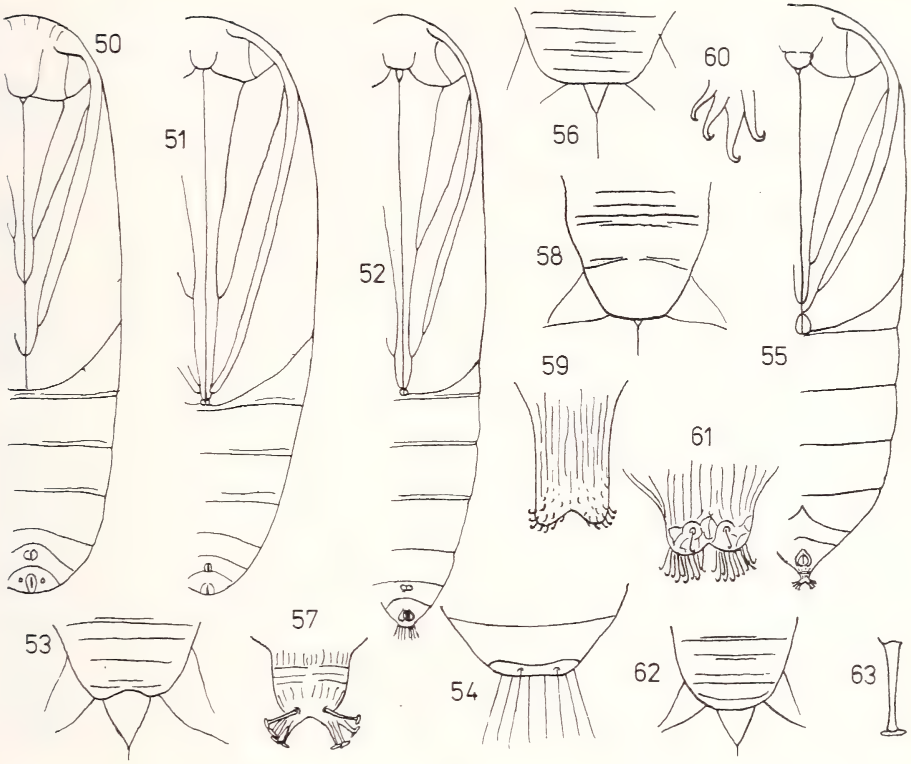


Abb. 50: *Spiris striata*, Abb. 51: *Coscinia cribraria*, Abb. 52—54: *Utetheisa pulchella*, Abb. 55—57: *Parasemia plantaginis*, Abb. 58—60: *Hyphoraia aulica*, Abb. 61: *Pericallia matronula*, Abb. 62—63: *Arctia caja*. 50, 51, 52, 55 — Habitusbild in Ventralsicht; 53, 56, 58, 62 — Labrum, Labium; 54, 59, 61 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 60 — Häkchen am Kremaster; 61 — nagelkopfartiger Dorn am Kremaster.

Gattung *Parasemia* Hübner, 1820

Puppe mittelgroß, vorne abgerundet. Vorderbeine und Proboscis relativ lang, Mittelbeine grenzen kurz aneinander, berühren die deutlichen Hinterbeine, Vorderflügel voneinader isoliert. Kremaster mittellang, in Dorsal- und Ventralsicht gespalten, gerunzelt, seine Dornen relativ kurz, nagelkopfartig. In Mitteleuropa nur eine Art.

Parasemia plantaginis (Linnaeus, 1758) (Abb. 55—57)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 4 ♀, Slowakei. Puppe 14—16 x 5—6 mm, rötlich braunschwarz, matt, Exuvie heller. Kopf und Thorax vorwiegend quer gerunzelt. Metanotum mit spärlichen, 1.—7. Abdominalsegment mit mäßig dicht (vorn) bis dicht (im hinteren Bereich der Segmente) stehenden, mittelgroßen Punktgrübchen. Borsten klein, rostrot. Stirn mit Primärborsten. Clypeus und Labrum stark quergerunzelt, Labrum abgerundet trapezförmig, Labium mittelgroß. Grenze zwischen Genae und Proboscis bogenförmig. Proboscis grenzt kurz an die Oculi, lang an die Mittelbeine.

Thorakale Spiracula spaltenförmig, die abdominalen klein, länglich, braunschwarz. Hinterflügel bis ⅓ des 4. Abdominalsegments sichtbar. Analfeld mittelgroß, dreieckig, Analnaht mit Seitenwällen, Übergang zum Kremaster mäßig schräg. Kremaster in Lateralsicht an der Dorsalseite abgeschrägt, im Mittelteil quer-, sonst vorwiegend längsgerunzelt, mit etwa 8 Dornen in zwei divergierenden Gruppen, 1 Paar von der Dorsalseite des Kremasters entspringend.

Gattung *Hyphoraia* Hübner, 1820

Puppe mittelgroß, keilförmig. Vorderflügel mit angedeuteten Adern. Mittelbeine grenzen etwa gleichlang aneinander, an die Proboscis und an die Vorderflügel, diese kurz aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich. Kremaster lang, am Ende zweilappig, seine Häkchen kurz, relativ dick. In Mitteleuropa nur eine Art.

Hyphoraia aulica (Linnaeus, 1758) (Abb. 1, 2, 58—60)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀, Dänemark, Slowakei. Puppe 16—22 x 5,6—6,3 mm, dunkel rotbraun, glänzend, insbesondere zwischen den beweglichen Segmenten, Exuvie heller. Frons leicht konkav. Kopf und Thorax relativ rauh gerunzelt, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit feinen, dichten Punktgrübchen. Sekundäre Borsten kurz. Clypeus quergerunzelt. Labrum abgerundet trapezförmig, Labium sehr klein. Antennae und Proboscis etwa gleichlang. Spalte des thorakalen Spiraculums relativ groß. Abdominale Spiracula länglich oval, ockergelb gesäumt. Analfeld etwas erhaben, Übergang zum Kremaster schräg. Kremaster dorsoventral etwas komprimiert, in Lateralsicht vor dem Ende an der Dorsalseite abgeschrägt, in Dorsal- und Ventralsicht am Ende zweilappig, längsgerunzelt, Häkchen zahlreich.

Gattung *Pericallia* Hübner, 1820

Puppe groß, gedrungen, vorne stumpf gerundet. Vorderflügel grenzen höchstens kurz aneinander. Hinterbeine sichtbar. Kremaster mittellang, gerunzelt, in Dorsal- und Ventralsicht am Ende gespalten, mit zahlreichen mittellangen Häkchen. In Mitteleuropa eine Art.

Pericallia matronula (Linnaeus, 1758) (Abb. 61, 64)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Österreich (der untersuchten Exuvie fehlte die Ventralseite von Kopf und Thorax). Puppe 31 x 11 mm, rötlich braunschwarz, Exuvie heller; Abdomenende stärker glänzend. Skulptur mittelstark. 1.—8. Abdominalsegment (einzeln auch am Metanotum) mit feinen, dichten Punktgrübchen. Borsten winzig, zahlreich. Hinterbeine mittelgroß. Hinterflügel bis ⅓ des 4. Abdominalsegments sichtbar. Abdominale Spiracula länglich elliptisch ohne helle Bestäubung. Analfeld herzförmig, gerunzelt, Übergang zum Kremaster schräg. Dieser dorsoventral mäßig abgeflacht, zweilappig, Lappen abgerundet, Runzelung länglich, im Endteil ungleichmäßig, Häkchen kürzer als der Kremaster selbst, mäßig dick.

Gattung *Arctia* Schrank, 1802

Puppe groß, dick, vorne stumpf. Labium ziemlich groß. Vorderbeine kurz. Proboscis kürzer oder länger als die Mittelbeine. Antennae immer kürzer als diese. Vorderflügel grenzen relativ kurz aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich. Kremaster mittellang, stark gerunzelt, seine Dornen nagelkopfartig. In Mitteleuropa 3 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten:

1 Proboscis kürzer als die Mittelbeine (Abb. 72)........................ *A. flavia*
— Proboscis ein wenig oder deutlich länger als die Mittelbeine (Abb. 65, 68)....... 2
2 (1) Frons mit einem Höckerpaar (Abb. 68). Kremaster nicht gespalten (Abb. 71).. *A. villica*
— Frons ohne Höcker (Abb. 65). Kremaster am Ende gespalten (Abb. 66, 67). *A. caja*

Arctia caja (Linnaeus, 1758) (Abb. 62, 63, 65—67)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 4 ♀, Slowakei. Puppe 22—28 x 8—10 mm, pechschwarz bis schwarz, Einschnitte der beweglichen Segmente rötlich. Skulptur mittelstark. Thorax mit unregelmäßiger Runzelung, 1.—9. Abdominalsegment, z. T. auch Metanotum mit feinen Punktgrübchen. Borsten kaum sichtbar, hell. Labrum vom Clypeus undeutlich abgeteilt, hinten abgerundet, quergerunzelt. Labium relativ groß. Genae grenzen schräg an Proboscis, kurz an die Vorderbeine. Mittelbeine und Proboscis etwa gleichlang, beide länger als die Antennae. Metanotum kurz, Einschnitt mäßig tief, bogenförmig. Hinterflügel bis zur Basis vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Abdominale Spiracula oval, mit der Umgebung gleichfarbig. Analfeld herzförmig, Wälle der Analnaht nicht quergerunzelt, Übergang zum Kremaster schräg. Kremaster mittellang, zweilappig, in Lateralsicht dorsal steil bogenförmig, Ventralseite fast gerade. Basis des Kremasters, insbesondere dorsal, längsgerunzelt, Endteil mehr schräg gerunzelt. Dornen kürzer als der Kremaster selbst.

Arctia villica (Linnaeus, 1758) (Abb. 68—71)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Österreich. Puppe 21 x 8 mm, dunkel rotbraun, Exuvie heller, mäßig glänzend. Skulptur mittelfein, stellenweise gröber. Thorax dorsal und 1.—8. Abdominalsegment mit feinen, ziemlich dichten Punktgrübchen. Borsten am Abdomen deutlich, fahlgelb. Frons mit zwei Höckerchen. Laterale Suturen am Clypeus relativ deutlich, Labrum abgerundet, Labium mittelgroß. Genae grenzen nicht sehr schräg an die Proboscis, an die Vorderbeine nur kurz. Proboscis etwas länger an die Mittelbeine, Vorderflügel grenzen nur kurz aneinander. Thorakale Spiracula relativ groß, abdominale länglich elliptisch, nicht hell bestäubt. Hinterflügel bis ¼ vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Analfeld relativ klein, herzförmig, Übergang zum Kremaster mäßig steil. Kremaster groß, dick, nicht gespalten, in Lateralsicht von beiden Seiten her abgerundet, vowiegend längsgerunzelt, Dornen kürzer als der Kremaster selbst.

Arctia flavia (Fuessly, 1779) (Abb. 72—74)
Untersuchtes Material: 2 ♀, Österreich. Puppe 24 x 10 mm, braun, Exuvie heller, Skulptur relativ fein, Kopf und Thorax gerunzelt, 1.—8. Abdominalsegment mit feinen, dichten Punktgrübchen. Borsten deutlich, fahlgelb, am Ende verdickt. Labrum trapezförmig, quergerunzelt, Labium relativ groß. Genae grenzen schräg an die Proboscis, kurz, aber deutlich an die Vorderbeine. Diese etwas kürzer als die Proboscis. Mittelbeine grenzen lang, Vorderflügel kurz aneinander. Hinterbeine relativ groß.

Metanotum kurz, vorne mäßig tief ausgeschnitten. 1. Abdominalsegment ebenfalls kurz, Punktgrübchen dort schwach. Hinterflügel bis etwa ⅕ von 4. Abdominalsegment sichtbar. Abdominale Spiracula nicht hell bestäubt. Analfeld groß, herzförmig, Wälle der Analnaht quergerunzelt. Kremaster relativ kurz, stumpf, in Lateralsicht ebenfalls abgestutzt, in Dorsal- und Ventralsicht schwach zweilappig, Runzelung vorwiegend in Längsrichtung, Dornen kurz.

Gattung *Ammobiota* Wallengren, 1885

Puppe groß, gedrungen, Abdomenende jedoch relativ schlank, Labrum kurz, Labium sehr klein. Proboscis grenzt an die kleinen Enden der Hinterbeine. Vorderbeine und Antennae relativ lang. Vorderflügel voneinander isoliert. Kremaster mittellang, zweilappig, Dornen kurz, nagelkopfartig. In Mitteleuropa 1 Art.

Ammobiota festiva (Hufnagel, 1766) (Abb. 75—77)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀, Ungarn. Puppe 21—23 x 7—9 mm, schwarz, Exuvie schwarzbraun, Skulptur mittelstark. Kopf und Thorax mit unregelmäßigen Runzeln, Punktgrübchen am 1.—8. Abdominalsegment fein und dicht, Sekundärborsten kurz, steif. Zwischen den Antennenbasen kleine Höcker. Clypeus lateral relativ deutlich begrenzt. Labrum kurz, breit, Kaudalseite leicht konkav. Genae grenzen an die Proboscis fast gerade, diese kurz, aber deutlich an die Vorderflügel. Thorakale Spiracula spaltenförmig, hinten rauh gerunzelt, die abdominalen relativ groß, elliptisch, dunkel. Metanotum vorne seicht ausgeschnitten, Hinterflügel bis zu etwa ⅕ vom 4. Abdominalsegment sichtbar, 1. Abdominalsegment kurz. Analnaht stark, Analfeld dreieckig. Kremaster gespalten, ventral quer, dorsal längs gerunzelt.

Gattung *Ocnogyna* Lederer, 1852

Puppe mittelgroß, gedrungen, vorne stumpf gerundet. Labium deutlich. Proboscis etwas länger als die Vorderbeine, kürzer als die Antennae. Hinterbeine sichtbar. Vorderflügel grenzen kurz aneinander. Kremaster klein, Dornen nagelkopfartig, länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 1 Art.

Ocnogyna parasita (Hübner, 1790) (Abb. 78—80)
Untersuchtes Material: 1 ♂, Slowakei. Puppe 12,5 x 5,5 mm rötlich pechbraun. Exuvie rotbraun, ziemlich glänzend, Skulptur grob. Kopf und Thorax gerunzelt, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit groben, dichten Punktgrübchen. Borsten winzig, Clypeus relativ kurz, nicht deutlich begrenzt. Labrum breit, trapezförmig abgerundet, Labium mittelgroß. Grenze der Genae fast quer zur Proboscis, leicht gebogen; Grenze zu den Vorderbeinen deutlich, diese sind kurz und im Mittelteil etwas erhaben. Mittelbeine grenzen fast 2x länger aneinander als an die Proboscis. Metanotum kurz, vorne breit seicht ausgeschnitten, mit einem schwachen Längskiel. Hinterflügel knapp bis zur Basis des 4. Abdominalsegments sichtbar. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen schlank, länglich oval, Mittelteil hell ockergelb. Analfeld breit, glatt, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster relativ kurz, schlank, dorsal und ventral wenig skulpturiert, hinten abgestutzt. Dornen rostgelb, in Lateralsicht etwas ventrad orientiert.

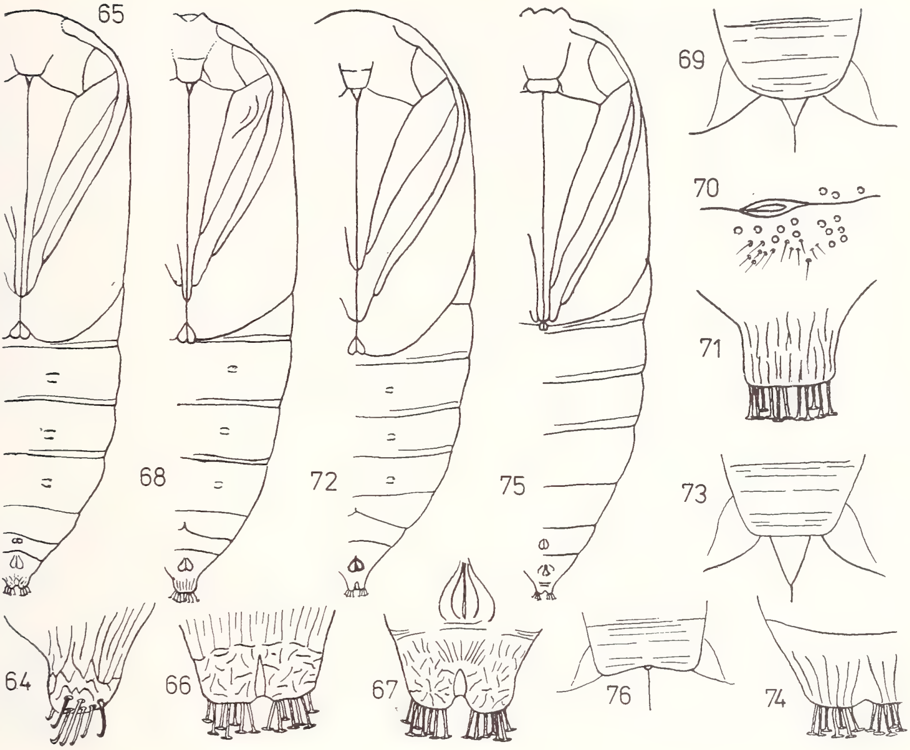


Abb. 64: *Pericallia matronula*, Abb. 65—67: *Arctia caja*, Abb. 68—71: *A. villica*, Abb. 72—74: *A. flavia*, 75—76: *Ammobiota festiva*. 64 — Kremaster in Lateralsicht; 65, 68, 72, 75 — Habitusbild in Ventralsicht; 66, 71, 74 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 67 — in Ventralsicht; 69, 73, 76 — Labrum, Labium; 71 — thorakales Spiraculum, Punktgrübchen, Borsten.

Gattung *Grammia* Rambur, 1866

Puppe mittelgroß, relativ schlank, an der Basis der Antennae schwache Höcker. Genae grenzen relativ lang an die Vorderbeine, diese wenig kürzer als die Proboscis, Antennae und Proboscis fast gleichlang. Vorderflügel voneinander isoliert, Enden der Hinterbeine groß. Kremaster stumpf kegelförmig, in Lateralsicht etwas ventrad gebogen, mit Häkchen, die kürzer als der Kremaster selbst sind. In Mitteleuropa nur eine (boreoalpine) Art.

Grammia quenseli (Paykull, 1791) (Abb. 84—87)
Untersuchtes Material: 3 ♀, Schweden. Puppe 16—18 x 4,5—5,5 mm, dunkel rotbraun, bläulich bereift, Exuvie heller. Einschnitte der beweglichen Segmente und 10. Abdominalsegment mit dem Kremaster stärker glänzend. Skulptur höchstens mittel-

stark. 1.—9. Abdominalsegment mit kleinen, dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten winzig, im Endteil etwas verdickt. Labrum trapezförmig, abgerundet, Labium relativ klein. Vorderbeine grenzen etwa gleich lang an Genae, Oculi und Antennae sind mittellang, im Mittelteil erhaben. Mittelbeine grenzen aneinander rd. 2x länger als an die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine länglich. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen länglich oval. Kremaster wenig skulpturiert, Häkchen etwas fächerartig gespreizt.

Gattung *Holoarctia* Smith, 1938

Puppe mittelgroß, Palpi und Vordertibien sichtbar. Vorderbeine viel kürzer als Proboscis und Antennae. Kremaster mittellang, breit, dorsoventral komprimiert, Häkchen länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa nur 1 (boreoalpine) Art, nach Meinung einiger Autoren ist die arktische Subspezies *fridolini* (Torstenius, 1971) als bona species zu werten.

Holoarctia cervini (Fallou, 1864) (Abb. 81—83)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Schweden (ssp. *fridolini*), die untersuchte Exuvie nicht vollständig. Puppe 16 x 5,3 mm, braun, Exuvie gelbbraun, kaum glänzend, Skulptur relativ fein. 1. u. 2. Abdominalsegment mit seichten, kleinen Punktgrübchen, Thorax und Abdomen fein gerunzelt. Borsten fein, gelblich bis braun. Labrum abgerundet. Proboscis länger als die kurzen Vorderbeine. Metanotum im Mittelteil stark längsgerunzelt. Abdominale Spiracula länglich oval, nicht hell bestäubt. Analfeld breit, längsgerunzelt, Übergang zum Kremaster steil, dieser in Lateralsicht fast keilförmig.

Gattung *Diacrisia* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, ziemlich gedrungen. Proboscis länger als die Vorderbeine. Mittelbeine und Vorderflügel grenzen aneinander. Hinterbeine deutlich. Thorakale Spiracula groß. Kremaster abgestutzt, Häkchen länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 2 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten:

1 Mittelbeine grenzen an Proboscis länger als aneinander (Abb. 91). Kremaster in Ventralsicht relativ breit, Hinterrand leicht konkav (Abb. 96) .... *D. metelkana*
— Mittelbeine grenzen etwa gleich lang an die Proboscis wie aneinander (Abb. 88). Kremaster in Ventralsicht relativ schmal, hinten nicht konkav (Abb. 90) .... *D. sannio*

Diacrisia sannio (Linnaeus, 1758) (Abb. 88—90, 92)
Untersuchtes Material: 10 ♂, 10 ♀, Slowakei. Puppe 13—15 x 4,5—5,5 mm, rötlich dunkelbraun, Exuvie mit helleren Einschnitten der beweglichen Segmente, glänzend rotbraun. Skulptur mäßig grob. Kopf und Thorax gerunzelt, Thorax dorsal und 1.—8. Abdominalsegment mit mäßig dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten relativ deutlich, gelblich. Clypeus lateral abgegrenzt, etwas gewölbt. Labrum abgerundet, Labium klein. Genae grenzen an die Vorderbeine relativ lang, diese an die Antennae kurz, Mittelbeine an die Proboscis etwa gleichlang wie aneinander, Vorderflügel berühren einander kurz. Thorakale Spiracula linsenförmig, matt. Hinterflügel bis über ½ des 4. Abdominalsegmentes sichtbar. Abdominale Spiracula schmal oval,

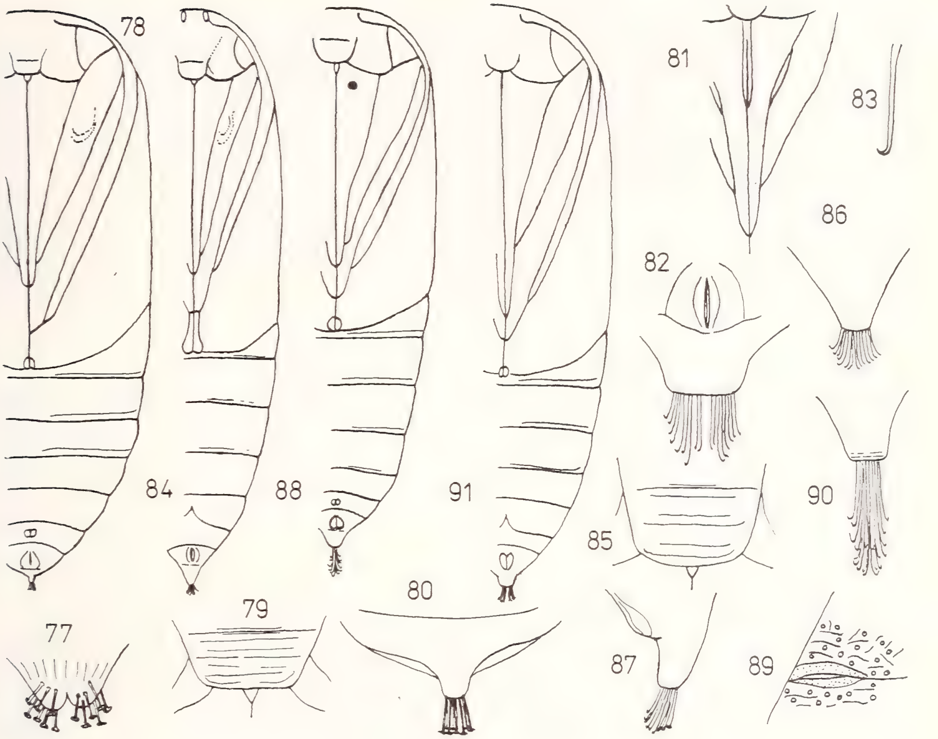


Abb. 77: *Ammobiota festiva*, Abb. 78—80: *Ocnogyna parasita*, Abb. 81—83: *Holoarctia cervini*, Abb. 84—87: *Grammia quenseli*, Abb. 88—90: *Diacrisia sannio*, Abb. 91: *D. metelkana*. 77, 80, 86, 90 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 78, 84, 88, 91 — Habitusbild in Ventralsicht; 79, 85 — Labrum, Labium; 80, 86, 90 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 81 — Labrum, Labialpalpus, Proboscis, Vorderbeine; 82 — Abdomenende in Ventralsicht; 83 — Häkchen am Kremaster; 87 — Abdomenende in Lateralsicht; 89 — thorakales Spiraculum, Punktgrübchen.

dunkel. Analfeld breit, glatt, Analnaht fein, lateral von ihr je eine dunkle Vertiefung, Übergang zum Kremaster sanft. Kremaster mittellang, relativ schlank, in Lateralsicht stumpfkegelförmig. Häkchen ungleich lang, die längsten länger als der Kremaster. Skulptur des Kremasters fein, nur im Endteil quergerunzelt.

Diacrisia metelkana (Lederer, 1861) (Abb. 91, 93—96)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 5 ♀, Rumänien. Puppe 15—19 x 4,5—6 mm, Weibchen gedrungener, rötlich schwarzbraun, Exuvie rotbraun, glänzend, Einschnitte der beweglichen Segmente rötlich. Borsten deutlich, ockergelb. Skulptur mehr oder weniger fein, Kopf und Thorax vorwiegend quergerunzelt, insbesondere am Labrum relativ grob, an den Oculi fein. Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit Punkt-

grübchen. Clypeus wenig deutlich begrenzt, etwas erhaben, Labrum abgerundet, Labium sehr klein. Genae grenzen an die Vorderbeine relativ kurz, diese an die Antennae etwas länger, Mittelbeine an die Proboscis viel länger als aneinander und an die Vorderflügel. Proboscis relativ lang. Vorderflügel grenzen mäßig lang aneinander. Thorax mit einem schwachen Längskamm. Hinterflügel nur bis zum Kaudalrand des 3. Abdominalsegments sichtbar. Abdominale Spiracula länglich oval, schwach weißlich bestäubt, Analfeld mit Querrunzeln, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Ventral- und Dorsalsicht breit, Hinterrand etwas konkav, in Lateralsicht keilförmig, wenig skulpturiert. Häkchen ungleich lang, in zwei Gruppen geteilt, die längsten länger als der Kremaster selbst.

Gattung *Rhyparia* Hübner, 1825

Puppe mittelgroß bis groß, zwischen den Antennenbasen kleine Höcker. Labium relativ lang. Proboscis überragt die Mittelbeine leicht, Antennae kürzer als Proboscis, Hinterbeine relativ groß, Vorderflügel grenzen kurz aneinander. Thorakale Spiracula groß. Kremaster stark gerunzelt, mit einer Gruppe ungleich langer Häkchen. In Mitteleuropa 1 Art.

Rhyparia purpurata (Linnaeus, 1758) (Abb. 97—101)
Untersuchtes Material: 2 ♀, Slowakei. Puppe 20—25 x 6—8 mm, glänzend dunkel rötlichbraun, Exuvie heller. Borsten fahlgelb. Skulptur mäßig grob. Ganzer Thorax und 1.—9. Abdominalsegment mit dicht stehenden Punktgrübchen. Zwischen den Antennae und auch an deren Basis je 1 Paar von Erhabenheiten. Clypeus lateral deutlich begrenzt, Labrum abgerundet, Labium schlank, dreieckig. Genae grenzen sanft bogenförmig an die Proboscis, mittelkurz an die Vorderbeine, diese länger an die Antennae. Vorderbeine mäßig lang. Mittelbeine grenzen relativ lang an die Proboscis, kurz an die Vorderflügel, die Proboscis meist sehr kurz an die Vorderflügel, diese relativ kurz aneinander. Antennae deutlich skulpturiert. Hinterflügel bis etwa ⅕ vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Abdominale Spiracula oval, innen ein bißchen heller. 5.—7. Abdominalsegment vor dem Spiraculum am Kaudalrand konkav, eine Leiste bildend (Abb. 99). Analfeld ziemlich glatt, Übergang mäßig steil. Kremaster groß, stark gerunzelt, in Lateralsicht dorsal mit einem Höcker. Die längsten Häkchen länger als der Kremaster selbst.

Gattung *Hyphantria* Harris, 1841

Puppe mittelgroß, Labrum kurz, Labium klein. Genae grenzen höchstens ganz kurz an die Vorderbeine, Antennae an die Vorderbeine relativ lang. Mittelbeine grenzen kurz an die Proboscis und Vorderflügel, relativ länger aneinander, ähnlich auch die Vorderflügel. Hinterbeine meist nicht sichtbar. Kremaster dick, distal abgestutzt, Dornen nagelkopfartig, etwas kürzer als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 1 (eingeschleppte) Art.

Hyphantria cunea (Drury, 1773) (Abb. 102—104)
Untersuchtes Material: 10 ♂, 10 ♀, Slowakei. Puppe 9—13 x 3—3,5 mm, rötlich

braunschwarz, Exuvie rotbraun, mäßig glänzend, Skulptur ziemlich grob. Kopf und Thorax vorwiegend quergerunzelt, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment (dorsal auch das 9.) mit Punktgrübchen, Sekundärborsten winzig, spärlich. Clypeus etwas gewölbt, lateral undeutlich begrenzt, Labrum ziemlich eckig, fast viereckig. Vorderbeine wenig kürzer als Proboscis, ebenso Antennae und Mittelbeine. Diese grenzen etwa ebenso lang aneinander wie die Vorderflügel. Thorakales Spiraculum breit spaltenförmig. Metanotum vorne breit ausgeschnitten, mit einem schwachen Längskeil. Hinterflügel nur bis zum Kaudalrand des 3. Abdominalsegmentes sichtbar. Analfeld relativ klein, glatt, Übergang zum Kremaster schräg, dieser schwach skulpturiert.

Gattung *Spilosoma* Curtis, 1825

Puppe mittelgroß, gedrungen, vorne abgerundet. Genae grenzen deutlich an die Vorderbeine, diese relativ kurz in die Antennae, Mittelbeine ziemlich lang an die Proboscis, Vorderflügel lang aneinander. 1.—8. Abdominalsegment mit Punktgrübchen. Kremaster mäßig lang oder kurz, Dornen nagelkopfartig, länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 3 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten:

1 Kremaster zweilappig, mit relativ langen Dornen (Abb. 114). Labrum fast viereckig, Ecken abgerundet (Abb. 110) .... *S. luteum*
— Kremaster nicht zweilappig (Abb. 107) oder ganz kurz (Abb. 113). Labrum schaufelförmig abgerundet (Abb. 109) 2
2 (1) Kremaster mäßig lang, seine Dornen ziemlich lang (Abb. 107). Labium klein, aber deutlich (Abb. 105). Spiracula relativ schmal (Abb. 108) .... *S. lubricipeda*
— Kremaster ganz kurz, auch Dornen relativ kurz (Abb. 113). Labium ganz klein (Abb. 109). Spiracula breiter (Abb. 106) .... *S. urticae*

Spilosoma lubricipeda (Linnaeus, 1758) (Abb. 105—107)
Untersuchtes Material: 10 ♂, 10 ♀, Slowakei. Puppe 15—17 x 5,5—6,8 mm, pech- oder braunschwarz, etwas fettig glänzend, Skulptur mittelfein. Kopf und Thorax gerunzelt. Borsten am Abdomen deutlich. Clypeus etwas erhaben. Labrum schaufelförmig, Labium mittelgroß. Proboscis deutlich länger als die Vorderbeine und Antennae. Vorderflügel grenzen relativ lang aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich. Metanotum kurz, vorne breit ausgeschnitten. Hinterflügel bis zur Basis des 4. Abdominalsegments sichtbar. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen schmal, gelbweiß begrenzt. Analfeld breit, Analnaht mit Lateralwällen. Übergang zum Kremaster schräg, dieser wenig skulpturiert, mittellang, hinten abgestutzt, dorsoventral komprimiert, seine Dornen relativ lang.

Spilosoma urticae (Esper, 1789) (Abb. 108, 109, 112, 113)
Untersuchtes Material: 10 ♂, 10 ♀, Dänemark, Böhmen. Puppe so groß wie und auch sonst ähnlich der von *S. lubricipeda*, Punktgrübchen feiner und dünner, abdominale Spiracula breiter. Labium winzig bzw. verdeckt. Kremaster ganz kurz, zuweilen zweilappig und seine kurzen Dornen in zwei Gruppen geteilt.

Spilosoma luteum (Hufnagel, 1766) (Abb. 110, 111, 114)
Untersuchtes Material: 10 ♂, 10 ♀, Slowakei. Puppe ebenfalls ähnlich der von *S. lubricipeda*, heller, mehr rotbraun, Punktgrübchen etwas dichter als bei *S. urticae.* Abdominale Spiracula schmal elliptisch, schmal hell gesäumt, Labrum kurz, annähernd viereckig, Kaudalecken abgerundet. Dornen am Kremaster länger, in zwei Gruppen. Eine weitere, in Mitteleuropa eingeschleppte Art, *Spilosoma virginica* (Fabricius, 1794), stand als Puppe nicht zur Verfügung.

Gattung *Diaphora* Stephens, 1828

Puppe sehr gedrungen, Labrum breit abgerundet trapezförmig, Labium nicht sichtbar oder winzig. Vorderbeine grenzen deutlich an die Genae, kurz an die Antennae, Mittelbeine deutlich länger aneinander als an die Proboscis und die Vorderflügel. Punktgrübchen am Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment relativ grob. Analnaht lang, Analfeld groß, relativ glatt. Kremaster wenig skulpturiert, mittellang, stumpf, Hinterrand in Ventralsicht leicht konkav. Dornen nagelkopfartig, in zwei Gruppen. In Mitteleuropa 1 Art.

Diaphora mendica (Clerck, 1759) (Abb. 115—118)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Slowakei. Puppe 10,5 x 4,5 mm, rötlich braunschwarz, Exuvie heller, Skulptur relativ grob. Kopf und Thorax unregelmäßig gerunzelt. Vorderbeine kurz. Grenzen der Vorderflügel aneinander kürzer als bei *Spilosoma.* Hinterbeine klein. Thorakale Spiracula unauffällig, spaltenförmig. Hinterflügel bis zur Basis des 4. Abdominalsegments sichtbar. Abdominale Spiracula oval, nicht weiß bestäubt. Übergang vom Analfeld zum Kremaster schräg. Kremaster dorsoventral stark komprimiert, in Ventral- und Dorsalsicht mit wenig konvergierenden Seiten, in Ventralsicht mit einer länglichen Einsenkung. Dornen etwas länger als der Kremaster selbst.

Gattung *Cycnia* Hübner, 1818

Puppe mittelgroß, stark gedrungen. Frons mit einem Paar von Höckerchen. Labium ziemlich groß. Mittelbeine grenzen wenig kürzer aneinander und an die Vorderflügel als an die Proboscis, Vorderflügel berühren einander etwas länger als die Mittelbeine. Punktgrübchen auch dorsal am 9. Abdominalsegment. Abdominale Borsten auch bei 50facher Vergrößerung nicht sichtbar. Kremaster wenig skulpturiert, zweilappig, nagelkopfartige Dornen länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 2 Arten, eine konnte untersucht werden.

Cycnia luctuosa (Hübner und Geyer, 1833) (Abb. 119—122)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 4 ♀, Ungarn. Puppe 14—18 x 5,5—7,5 mm, rötlich braunschwarz, mäßig glänzend, Skulptur mittelgrob. Punktgrübchen am Metanotum und 1.—9. Abdominalsegment mäßig kräftig und dicht. Labrum abgerundet trapezförmig, im Mittelteil mit einer quer verlaufenden Einsenkung. Genae grenzen kaum bogenförmig an die Proboscis, kurz an die Vorderbeine, diese sehr lang an die Antennae. Hinterbeine höchstens winzig. Thorakale Spiracula unauffällig, die abdominalen oval, weißlich gesäumt. Hinterflügel bis zur Basis vom 4. Abdominalseg-

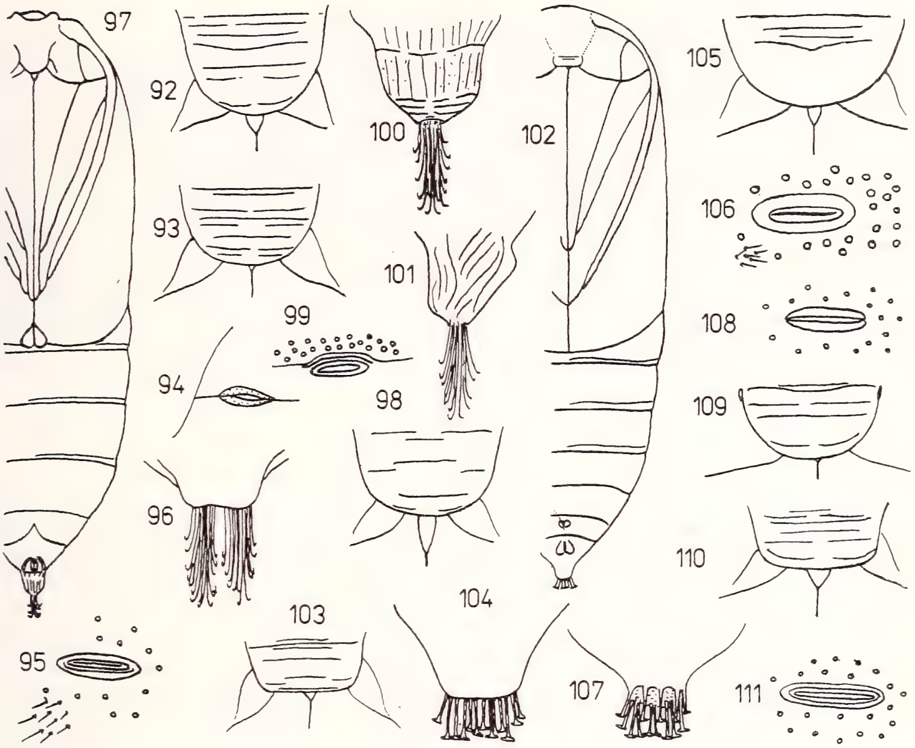


Abb. 92: *Diacrisia sannio*, Abb. 93—96: *D. metelkana*, Abb. 97—101: *Rhyparia purpurata*, Abb. 102—104: *Hyphantria cunea*, Abb. 105—107: *Spilosoma lubricipeda*, Abb. 108—109: *S. urticae*, Abb. 110—111: *S. luteum*. 92, 93, 98, 103, 105, 109, 110 — Labrum, Labium; 94 — thorakales Spiraculum; 95, 99, 106, 108, 111 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen bzw. Borsten; 96, 100, 104, 107 — Abdomenende (Kremaster); 97, 102 — Habitusbild in Ventralsicht; 101 — Kremaster in Lateralsicht.

ment sichtbar. Analfeld mittelgroß, schwach gerunzelt, Übergang zum Kremaster schräg. Dieser dorsoventral abgeflacht, seine Dornen in zwei Gruppen geteilt.

Gattung *Phragmatobia* Stephens, 1828

Puppe mittelgroß, relativ dick. Labium sichtbar. Genae grenzen an die Proboscis bogenförmig, an die Vorderbeine deutlich, diese an die Antennae ziemlich lang. Weitere Merkmale uneinheitlich (s. auch Diskussion).

Bestimmungstabelle der Arten:

1 Vorderflügel grenzen nicht oder kaum aneinander. Hinterbeine groß (Abb. 123). Kremaster mit Häkchen (Abb. 125) .... *P. fuliginosa*

— Vorderflügel grenzen relativ lang aneinander, Enden der Hinterbeine winzig (Abb. 128). Kremaster mit nagelkopfartigen Dornen (Abb. 131) .... *P. caesarea*

Phragmatobia fuliginosa (Linnaeus, 1758) (Abb. 123—127)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 1 ♀, Slowakei. Puppe 13—15 x 5,5—6,5 mm, glänzend schwarz, Exuvie pechbraun, Einschnitte am Abdomen, zuweilen auch Abdomenende mennigrot. Runzelung am Kopf und Thorax mittelfein, Metanotum und 1.—8. Adominalsegment mit feinen, dicht stehenden Punktgrübchen. Borsten rostgelb. Clypeus undeutlich abgegrenzt, Labrum fast viereckig, Kaudalecken abgerundet, Labium groß, lang. Proboscis länger als die Vorderbeine, wenig kürzer als die Antennae. Mittelbeine grenzen deutlich aneinander, Vorderflügel voneinander annähernd isoliert, Enden der Hinterbeine relativ groß. Metanotum kurz, breit ausgeschnitten, im Mittelteil mit einem Längskiel. Abdominale Spiracula relativ breit elliptisch, dunkel. Kremaster kurz, abgerundet, dorsoventral nicht komprimiert, ohne deutlichere Skulptur. Am Ende eine Gruppe von Häkchen, die länger als der Kremaster selbst sind.

Phragmatobia caesarea (Goeze, 1781) (Abb. 128—132)
Untersuchtes Material: 3 ♂, 1 ♀, Mähren. Puppe 14—17 x 4,8—6 mm, rötlich braunschwarz, Exuvie heller. Skulptur grob, am Thorax unregelmäßig, am Metanotum und am 1.—8. Abdominalsegment (stellenweise auch am 9.—10.) mit großen Punktgrübchen. Borsten klein. Clypeus unscharf abgegrenzt, Labrum abgerundet, Labium klein. Oculi mit Grübchenskulptur. Antennae länger als die Proboscis, Vorderflügel grenzen mittellang aneinander, Enden der Hinterbeine winzig. Hinterflügel bis ⅕ des 4. Abdominalsegments sichtbar. Abdominale Spiracula relativ groß, weißgelb gesäumt. Analfeld ebenfalls groß, skulpturiert, mit Querfurchen, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster mittellang, in Lateralsicht etwas dorsad orientiert, Endteil mäßig skulpturiert. Am Ende eine in Dorsalsicht zweiteilige, divergierende Gruppe von nagelkopfartigen Dornen.

Gattung *Chelis* Rambur, 1866

Puppe mittelgroß, gedrungen, weiß bereift, mit Höckern zwischen den Wurzeln der Antennae. Labium klein. Genae grenzen nicht oder kaum an die Vorderbeine, Proboscis länger als die Vorderbeine, Antennae länger als die Proboscis. Mittelbeine grenzen länger aneinander als an die Vorderflügel, diese voneinander isoliert. Enden der Hinterbeine relativ groß. Kremaster mittellang, ohne deutlichere Skulptur, seine längsten Häkchen länger als der Kremaster selbst. Von den 2 mitteleuropäischen Arten konnte 1 untersucht werden.

Chelis maculosa (Gerning, 1780) (Abb. 133—136)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 2 ♀, Ungarn. Puppe 12,5—13,5 x 4—5 mm, Männchen rötlich dunkelbraun, Weibchen fast schwarz, Einschnitte am Abdomen z. T. rotbraun. Puppe matt, Skulptur von der Bereifung verdeckt, mittelfein, Borsten deutlich, bleich. Labrum vom Clypeus differenziert, trapezförmig. Proboscis und Antennae relativ lang. Thorakale Spiracula unauffällig, relativ groß, die abdominalen lang, schmal. Analfeld relativ groß, scharf skulpturiert, Übergang zum Kremaster steil. Kremaster in Dorsalsicht kegelförmig, seine Häkchen ungleich lang.

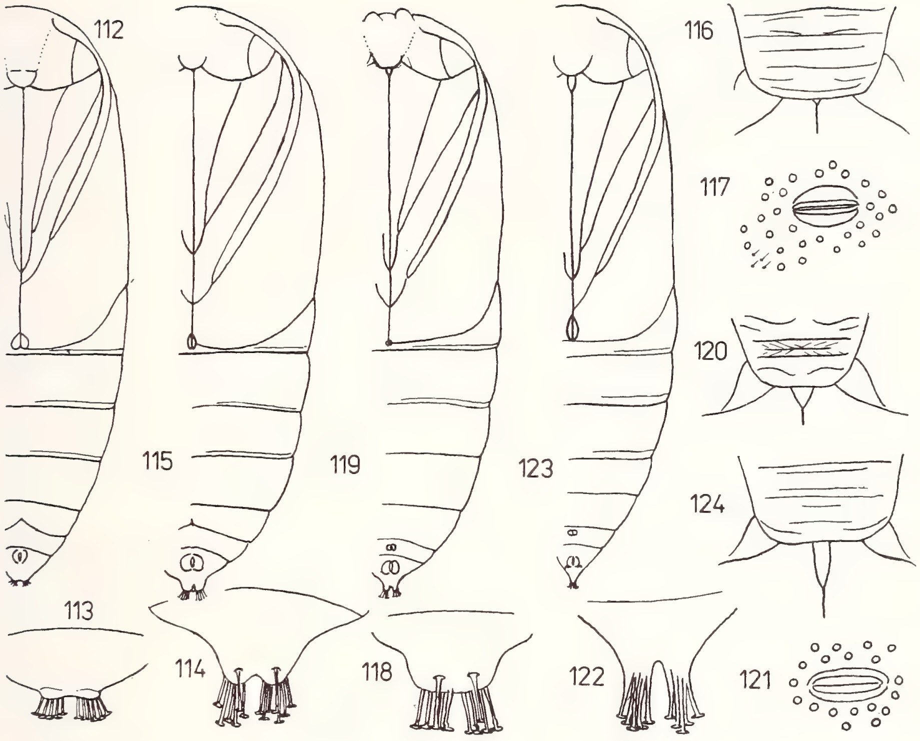


Abb. 112—113: *Spilosoma urticae*, Abb. 114: *S. luteum*, Abb. 115—228: *Diaphora mendica*, Abb. 119—122: *Cycnia luctuosa*, Abb. 123—124: *Phragmatobia fuliginosa*. 112, 115, 119, 123 — Habitusbild in Ventralsicht; 113, 114, 118, 122 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 116, 120, 124 — Labrum, Labium; 117, 121 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen bzw. Borsten.

Gattung *Eucharia* Hübner, 1825

Puppe mittelgroß, gedrungen, Stirn ohne Höcker. Labium höchstens winzig. Vorderbeine relativ kurz, Mittelbeine etwas kürzer als die Proboscis und länger als die Antennae. Vorderbeine grenzen kaum oder ganz kurz an die Genae, Vorderflügel berühren einander relativ lang, Enden der Hinterbeine nicht sichtbar oder winzig. Kremaster mittellang, breit, zweilappig, kurze Enddornen nagelkopfartig. In Mitteleuropa 1 Art.

Eucharia deserta (Bartel, 1902) (Abb. 137—140)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 1 ♀, Österreich. Puppe 13—16 x 5,2—6,0 mm, schwärzlich rotbraun, Exuvie heller, Kopf und Thorax unregelmäßig gerunzelt, Metanotum und 1.—8. Abdominalsegment mit Punktgrübchen. Borsten am Abdomen braun.

Clypeus nicht scharf abgegrenzt, Labrum abgerundet trapezförmig, lateral mit Senkungen, Kaudalseite etwas konkav. Genae grenzen an die Proboscis bogenförmig. Thorakale Spiracula unauffällig. Hinterflügel kaum bis ¼ vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Abdominale Spiracula länglich oval, etwas erhaben, nicht hell gesäumt. Analfeld groß, längsgerunzelt. Kremaster mit undeutlicher Skulptur, Übergang vom Analfeld steil mit einem Einschnitt am Ende. Kremaster in Dorsal- und Ventralsicht breit, Seiten schräg, Dornen in zwei Gruppen, kürzer als der Kremaster selbst.

Gattung *Callimorpha* Latreille, 1809

Puppe mittelgroß, relativ schlank. Labrum mit Clypeus 5-eckig, clypeale Borsten stark, Labium relativ groß. Proboscis berührt die kleinen Enden der Hinterbeine und grenzt relativ lang an die Mittelbeine und die Antennae, an die Vorderflügel höchstens kurz. Letztere voneinander isoliert. Kremaster in Dorsalsicht abgerundet, wenig skulpturiert, seine Häkchen länger als der Kremaster selbst. In Mitteleuropa 2 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten:

1 Proboscis grenzt kurz an die Vorderflügel (Abb. 141). Borstengruppe am Kremaster in Dorsalsicht schmal (Abb. 144) .... *C. quadripunctaria*

— Proboscis von den Vorderflügeln isoliert (Abb. 148). Borstengruppe am Kremaster in Dorsalsicht breit (Abb. 149) .... *C. dominula*

Callimorpha quadripunctaria (Poda, 1761) (Abb. 141—146)
Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀, Slowakei. Puppe 19—22 x 5,5—6,5 mm, dunkel-, Exuvie hell-rotbraun, mäßig glänzend. Skulptur fein, am Abdomen etwas gröber, 1.—8. Abdominalsegment mit Punktgrübchen, Borsten kurz, Labium größer als bei der folgenden Art. Grenze Genae/Proboscis bogenförmig, Grenze zu den Vorderbeinen deutlich. Diese relativ kurz. Antennae viel länger als die Mittelbeine, etwas kürzer als die Proboscis, welche deutlich an die Vorderflügel grenzt. Thorakale Spiracula unauffällig. Metanotum breit, bogenförmig ausgeschnitten, sein Kaudalrand fast gerade. Hinterflügel kaum bis zu ¼ des 4. Abdominalsegments sichtbar. Abdominale Spiracula oval, etwas erhaben. Analfeld etwa elliptisch, fein gerunzelt, Analnaht ebenfalls fein. Kremaster kürzer als die Analnaht, in Dorsal- und Ventralsicht kegelförmig, am Ende abgerundet, mit einer schlanken Gruppe ungleich langer Häkchen.

Callimorpha dominula (Linnaeus, 1758) (Abb. 147—150)
Untersuchtes Material: 2 ♂, 3 ♀, Slowakei. Puppe so groß wie die vorige und ihr ähnlich. Skulptur am Abdomen feiner, Postclypeus vorn verbreitert. Labrum basal deutlich gerunzelt, Labium kleiner als bei *C. quadripunctaria*. Antennae wenigstens so lang wie die Proboscis, diese grenzt also nicht an die Vorderflügel. Abdominale Spiracula weniger erhaben. Analfeld dreieckiger, breiter, stärker gerunzelt, Übergang zum Kremaster steiler. Dieser etwas länger als bei *C. quadripunctaria*, in Ventral- und Dorsalsicht viel breiter und stumpfer, die Häkchen-Gruppe wesentlich breiter (jedoch in Lateralsicht ebenso schmal).

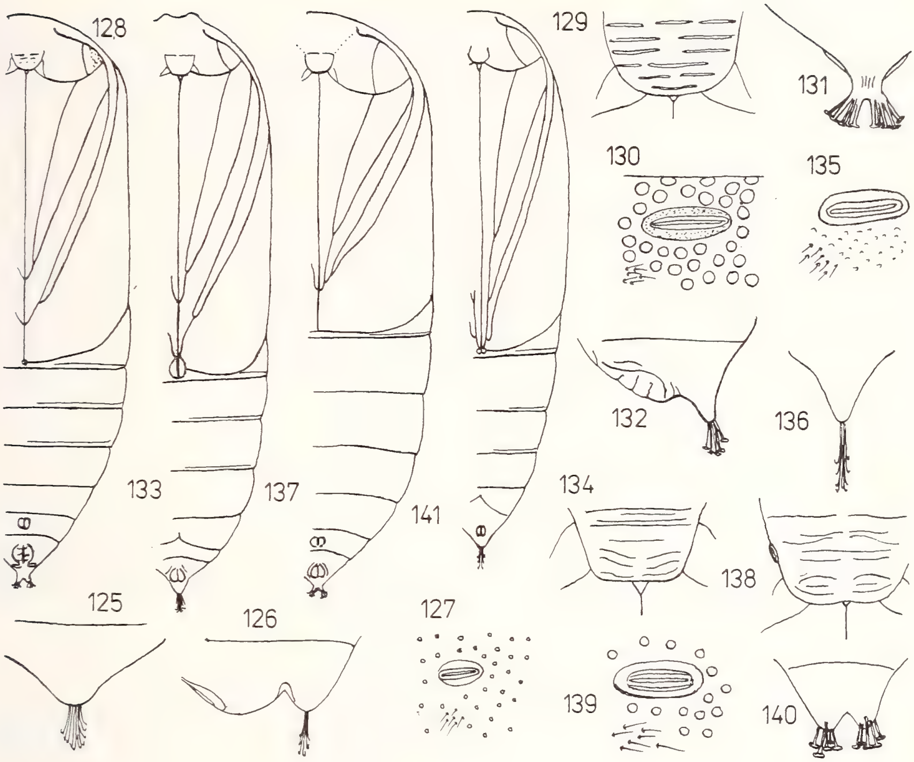


Abb. 125—127: *Phragmatobia fuliginosa*, Abb. 128—132: *P. caesarea*, Abb. 133—136: *Chelis maculosa*, Abb. 137—140: *Eucharia deserta*, Abb. 141: *Callimorpha quadripunctaria*. 125, 131, 136, 140 — Abdomenende (Kremaster) in Dorsalsicht; 126, 132 — in Lateralsicht; 127, 130, 135, 139 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen, Borsten; 128, 133, 137, 141 — Habitusbild in Ventralsicht; 129, 134, 138 — Labrum, Labium.

Gattung *Tyria* Hübner, 1819

Puppe mittelgroß, mäßig gedrungen, vorne und hinten abgerundet (Abb. 151). Thorax dorsal und 1.—9. Abdominalsegment mit Punktgrübchen (einzelne auch am 10. Segment). Proboscis, Mittelbeine und Antennae beinahe gleichlang, Vorderflügel grenzen aneinander, Enden der Hinterbeine höchstens winzig. Kremaster und Häkchen fehlen. In Mitteleuropa 1 Art.

Tyria jacobaeae (Linnaeus, 1758) (Abb. 151—153)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀, Slowakei. Puppe 11—13 x 3,8—4,4 mm, schwarz mit rötlichem Anflug, mäßig glänzend, Exuvie dunkel-rotbraun. Einschnitte am Abdomen mehr rötlich. Skulptur grob. Borsten nicht sichtbar. Frons oben im Mittelteil glatter, Oculi grob gerunzelt. Clypeus von den Genae deutlich, vom Labrum kaum abgegrenzt. Labrum abgerundet, Labium relativ klein. Genae grenzen leicht

bogenförmig an die Proboscis, deutlich an die Vorderbeine. Proboscis grenzt lang an die Mittelbeine, kurz an die Vorderflügel, diese kurz an die Mittelbeine und mäßig kurz aneinander. Thorakale Spiracula unauffällig. Hinterflügel bis zur Basis vom 4. Abdominalsegment sichtbar. Abdominale Spiracula breit, nicht hell bereift. Naht der männlichen Genitalöffnung auffallend groß. Analfeld auch groß, gerunzelt.

Unterfamilie Ctenuchinae

Puppe mittelgroß, gedrungen, vorne stumpfer, Thorax dorsal und Abdomen mit kurzer, dichter Sekundärbeborstung, die am Abdomenende in Häkchen übergeht. Kremaster fehlt (Abb. 156, 159). Labium sichtbar, Vorderbeine kurz, Proboscis und Antennae länger als die Mittelbeine, Enden der Hinterbeine sichtbar. Vorderflügel voneinander isoliert (Abb. 154, 157). Hinterflügel nur bis zur Basis des 2. Abdominalsegments sichtbar.

Gattung *Syntomis* Ochsenheimer, 1808

Puppe größer und schlanker als bei folgender Gattung, Genae grenzen schräg an die Proboscis und länger (als bei *Dysauxes*) an die Vorderbeine. Antennae so lang wie die Vorderflügel. Häkchen-Gruppe am Abdomenende breiter. In Mitteleuropa 2 Arten, von denen eine untersucht werden konnte.

Syntomis phegea (Linnaeus, 1758) (Abb. 154—156)
Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀, Slowakei. Puppe 12—17 x 4,6—5,8 mm, Integument relativ zart, dunkelbraun, Exuvie heller, mäßig glänzend, mittelfein skulpturiert. Kopf und Thorax gerunzelt, am 1.—8. Abdominalsegment nur in der Basalhälfte der Segmente ziemlich große, seichte Punktgrübchen. Borsten dicht, gelblich. Postclypeus an der Basis verschmälert. Labrum trapezförmig, Labium mittelklein. Vorderbeine grenzen lang an die Antennae, kürzer an die Genae, Proboscis an die Mittelbeine länger als an die Antennae, berührt die Enden der Hinterbeine. Antennae so lang wie die Vorderflügel. Vorderflügel mit angedeuteter Nervatur. Metanotum ohne einen Längskiel. Naht der männlichen Genitalöffnung und Analfeld groß, letzteres mit dunkleren Flecken. Häkchen-Gruppe am Abdomenende in Dorsalsicht relativ breit.

Gattung *Dysauxes* Hübner, 1819

Puppe kleiner und gedrungener als bei voriger. Genae grenzen mehr quer an die Proboscis, relativ kurz an die Vorderbeine. Antennae kürzer als die Proboscis. In Mitteleuropa 3 Arten, eine von ihnen wurde untersucht.

Dysauxes ancilla (Linnaeus, 1767) (Abb. 157—159)
Untersuchtes Material: 1 ♀, Jugoslawien. Puppe 9 x 3,8 mm, braun, Exuvie heller, ziemlich glänzend. Skulptur mittelfein. Punktgrübchen am 1.—7. Abdominalsegment nur in der Basishälfte der Segmente. Sekundärborsten graubraun. Postclypeus basal nicht verschmälert, Labrum abgerundet. Vorderbeine grenzen relativ kurz an die Antennae, ganz kurz an die Genae, Proboscis länger an die Mittelbeine als an

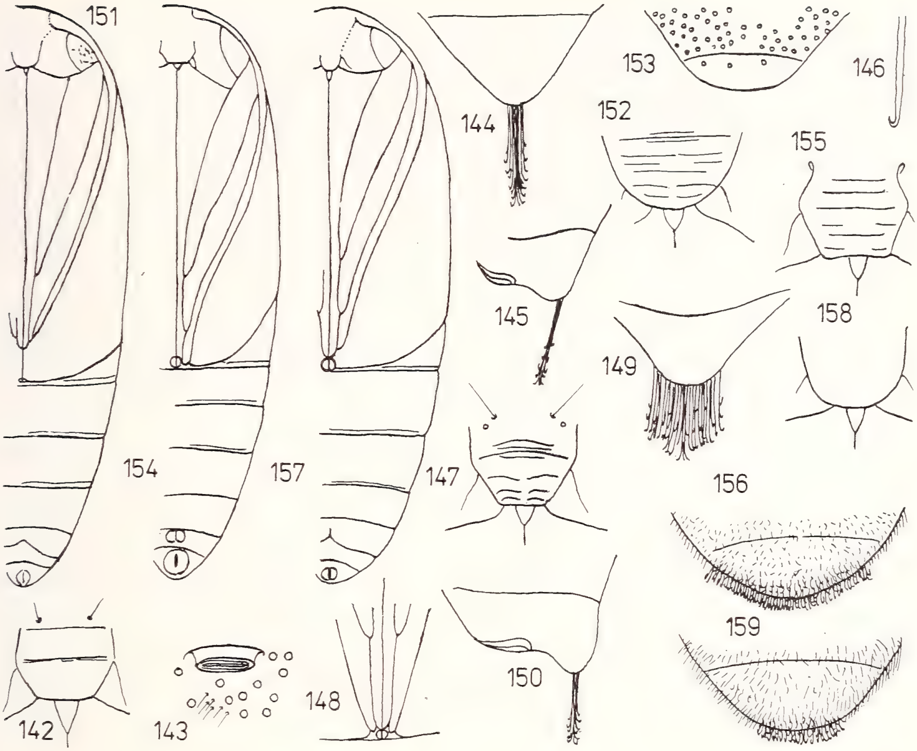


Abb. 142—146: *Callimorpha quadripunctaria*, Abb. 147—150: *C. dominula*, Abb. 151—153: *Tyria jacobaeae*, Abb. 154—156: *Syntomis phegea*, Abb. 157—159: *Dysauxes ancilla*. 142, 147, 152, 155, 158 — Labrum, Labium; 143 — abdominales Spiraculum, Punktgrübchen, Borsten; 144, 149, 153, 156, 159 — Abdomenende in Dorsalsicht; 145, 150 — in Lateralsicht; 146 — Häkchen am Kremaster; 148 — Endteile von Proboscis, Mittelbeinen und Antennen; 151, 154, 157 — Habitusbild in Ventralsicht.

die Antennae. Vorderflügel voneinander isoliert, berühren kurz die Proboscis. Metanotum vorne konkav, hinten konvex, ohne einen Längskiel. Abdominale Spiracula breit elliptisch, klein, kaum erhaben. Analnaht fein, Analfeld auch relativ klein, lateral sanft gerunzelt, erhaben. Abdomenende stumpfer als bei *S. phegea*, Häkchengruppe nicht so breit.

Diskussion

Bei den Puppen der meisten europäischen Arten der Familie Arctiidae ist die Proboscis — ähnlich wie bei denen der Drepanidae (Drepaninae), einiger Sphingidae und Notodontidae — mäßig stark reduziert. Die Reduktion ist jedoch nicht so ausgeprägt wie bei den Lymantriidae und Bombycoidea. Ähnlich wie bei diesen Familien grenzen die Vorderflügel auch bei den Arctiidae oft aneinander. Zum Unterschied von den Lasiocampidae, den meisten Lymantriidae und Noctuidae sind die Labialpalpen (mit einer Ausnahme) immer verdeckt, bzw. nur das Labium ist als mehr oder weniger kleines Dreieck sichtbar.

Der Kokon ist — ähnlich wie bei den Lymantriidae — locker und mit Raupenhaaren untermengt. Der Kremaster hat hier also vorwiegend eine Haftfunktion, die bei den Arten mit nagelkopfartigen Dornen besonders vollkommen entwickelt ist. Er ist jedoch selten so lang wie bei den Lymantriidae. Bei den Gattungen, die keinen Kremaster entwickelt haben, wird die Haftfunktion von der letzten Raupenexuvie übernommen, die fest am Abdomenende der Puppe haftet (bei den meisten Lithosiinae, aber auch bei *Spiris*, *Coscinia* und *Tyria*).

Die meisten Arten haben Gruppen kurzer Sekundärborsten an der Stelle der vorherigen Raupenwarzen, die jedoch kurz und weniger auffällig als bei den Lymantriidae sind. Bei den Ctenuchinae findet sich eine zusammenhängende, kurze, dichte Sekundärbeborstung. Anstelle des Kremasters besitzen sie nur eine Gruppe zahlreicher kurzer Häkchen am Abdomenende.

Der Unterschied zwischen Arctiinae und Lithosiinae ist im Puppenstadium nicht so eindeutig wie bei der Imago. Bei den Artiinae gibt es mehrere Gattungen, die puppenmorphologisch eher den Lithosiinae entsprechen. Die Konzeption der Ctenuchinae als Unterfamilie der Arctiidae scheint aus puppenmorphologischer Sicht berechtigt zu sein. Ähnlich ist es auch mit der derzeitigen Auffassung der Gattungen der Unterfamilie Arctiinae, mit einer Ausnahme: die Art *caesarea* kann auf Grund der Puppenmerkmale nicht kongenerisch mit *fuliginosa* sein, und es sollte für sie der Gattungsname *Arctinia* Eichwald, 1831 beibehalten werden.

Bei den Arctiinae kann man auf Grund des Kremasterbaues vier Gruppen unterscheiden:
— ohne Kremaster,
— mit 8 langen Primärborsten an einem kurzen Kremaster,
— mit ± gut entwickeltem Kremaster und zahlreichen Häkchen,
— mit ± gut entwickeltem Kremaster und nagelkopfartigen Dornen, (modifizierte Sekundärborsten).

Alle untersuchten Gattungen und Arten kann man anhand der Puppenmerkmale gut charakterisieren und determinieren.

Dank

Vielen Fachkollegen, die durch Überlassung von Puppenmaterial die Sammlung des Autors vervollständigen halfen, sei an dieser Stelle herzlichst gedankt, ebenso dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität in Berlin (Prof. Dr. H. J. Hannemann), dem Zoologischen Museum der Universität in Kopenhagen (O. Karsholt) sowie dem Naturhistorischen Museum Wien (Dr. M. Lödl) für die Ausleihe von Puppen zum Studium.

Zusammenfassung

Die mitteleuropäischen Vertreter der Familie Arctiidae (44 Arten) werden anhand ihrer Puppenmorphologie charakterisiert, beschrieben und abgebildet. Bestimmungstabellen der Gattungen und Arten auf der Basis der Puppenmerkmale werden beigefügt. Das derzeitige System (der mitteleuropäischen Arten) dieser Familie wird anhand puppenmorphologischer Kriterien diskutiert.

Literatur

Garcia Barros, E. (1986): Description de las fases preimaginales y biologia de *Paidia murina* (Hübner, 1822) (Lepidoptera, Arctiidae). — Graellsia 42: 175—187.

Leraut, P. (1980): Liste systématique et synonymique des Lepidoptères de France, Belgique et Corse. — Alexanor, Supplément: 1—334.

Mosher, E. (1916): A classification of the Lepidoptera based on character of the pupa. — Bull. Illin. St. Lab. nat. Hist. 12: 1—159.

Patočka, J. (1980): Die Raupen und Puppen der Eichenschmetterlinge Mitteleuropas. — Monogr. Z. angew. Ent.: 1—188.

Patočka, J. (1990): Über die Puppen der mitteleuropäischen Schmetterlinge. Die Familien Drepanidae und Notodontidae (Lepidoptera). — Zbor Slov. Nár. Múz. Prír. Vedy 36: 61—105.

Patočka, J. (1991): Die Puppen der mitteleuropäischen Trägspinner (Lepidoptera, Lymantriidae). — Mitt. schweiz. ent. Ges. 64: 377—391.

Speyer, W. (1958): Lepidopteren-Puppen an Obstgewächsen und in ihrer näheren Umgebung. Versuch einer Bestimmungsübersicht. — Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtsch. (Berlin-Dahlem) 93: 3—40.

Svensson, I., G. Gustafsson, L. Imby, H. Elmquist, H. Hellberg & G. Palmquist (1987): Catalogus lepidopterorum Sueciae. — Stockholm, Naturhistoriska Riksmuseet, Ent. Föreningen, 1—286.

Dr. Jan Patočka, Institut für Waldökologie, 96002 Zvolen, ČSFR.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 325—331	Bonn, Juli 1992

The immature stages of *Sesia yezoensis* (Hampson, 1919) (Lepidoptera, Sesiidae)

Yutaka Arita, Katsuyuki Funahashi & Kazuya Fukuzumi

Abstract. The larva and pupa of the clearwing moth *Sesia yezoensis* (Hampson, 1919) are described and illustrated. The host-plant, *Salix sachalinensis*, is recorded for the first time and some notes on the bionomics of the insect are included.

Key words. Lepidoptera, Sesiidae, *Sesia yezoensis*, immature stages, host-plant.

In northern Japan, the clearwing moth *Sesia yezoensis* (Hampson, 1919) is occasionally known as a pest of cultivated poplar, *Populus nigra* Linnaeus var. *italica* Muenchhausen, a tree introduced from Europe (Inoue, 1982: 236). Fukuzumi discovered this large, conspicuous clearwing moth at Maruyama-dani, Hase-mura, Kamiina-gun, Nagano-ken, central Honshu, in early August 1985. The natural, woody host-plant was hitherto unknown until we found larvae and pupae of *yezoensis* in the trunks of *Salix sachalinensis* Friedrich Schmidt at the same locality during the following summer. The specimens from *Populus nigra* var. *italica* (Figs 1, 2 & 5) and the population from *Salix sachalinensis* (Figs 3, 4 & 6) are both referable to *Sesia yezoensis* (Hampson). Descriptions of the mature larva and pupa of *yezoensis* and bionomic notes are given below.

Sesia yezoensis (Hampson, 1919)

(Figs 1—13)

Mature larva (Figs 9—10): Length 37.0—50.0 mm. Head light brown; mouth parts dark brown. Body bone-white; prothoracic shield light brown; thoracic legs light brown, claws dark brown; anal plate light yellowish brown. Height and width of head (Fig. 10a) almost equal, coronal suture short; frontal clypeus very small. Six ocelli (Fig. 10b), arrangement elongate-trapezoid, ocelli V and VI widely separated from ocelli I—IV. Labrum as illustrated (Fig. 10c). Mandible with three large teeth (Fig. 10d). Spiracle of 8th abdominal segment large, as large as prothoracic spiracle, and located postero-dorsally (Fig. 9). Anal plate (Fig. 9) with a small dark brown spine medio-posteriorly. Proleg (Fig. 10h) with about 33 crochets. Anal proleg (Fig. 10i) with about 12 crochets.

Chaetotaxy: Head (Fig. 10a & b); A1, A2 & A3 very long, A3 longest; L1 rather long. O1 long, but shorter than O2 and slightly anterodorsal to ocellus II. Prothorax (Fig. 10e) with L group trisetose, L1 very long. Abdomen (10f & g) with SD1 very long, SD2 microscopic on 1st—7th segments. L1 of 1st—8th segments very long. SV group of 2nd—6th segments each on separate small pinaculum. L2 of 9th segment absent.

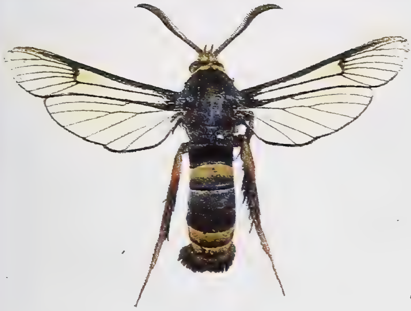
Material examined: 10 ex. Japan: Honshu — 2 ex, feeding in a gallery between the bark and wood of *Populus nigra* var. *italica*, Akita-ken, Akita-shi, Ohsumi, 10. VII. 1985, K. Funahashi; 8 ex, feeding in a gallery between the bark and wood of *Salix sachalinensis*, Nagano-ken, Kamiina-gun, Hase-mura, Maruyama-dani, 9. VIII. 1986, Y. Arita.

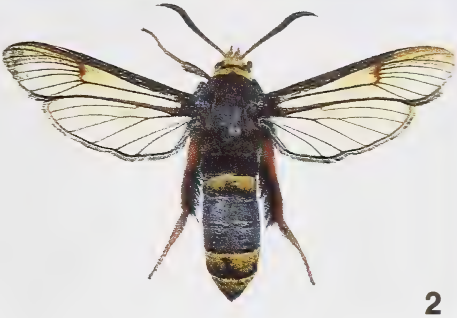
Pupa (Figs 7, 11—13): Length 21.5—29.5 mm, width 6.5—7.5 mm. Dark brown, long, fairly robust. Frontal process (Figs 11a & b) large, rounded in dorsal view; sharply pointed dorsally in lateral view. Clypeus large, posteriorly triangular-trapezoid; maxillae large, longer than prothoracic legs. Metathoracic legs reaching to posterior margin of 5th abdominal segment. Wing tips reaching to posterior margin of 4th abdominal segment. Alar sheaths on dorsum of mesothorax large and strong. Spines on dorsum of abdominal segments consisting of two rows on segments 2—7 in male and 2—6 in female, and one row on segment 8 and 9 in male (also on 7 in female). Tenth abdominal segment (Figs 13a—c) with 7 pairs of spines; one pair of spines on dorsal side, three pairs on lateral side and three pairs on ventral side.

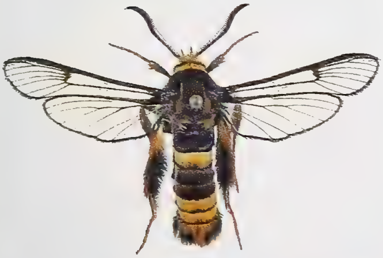
Material examined: 4 ex. Japan: Honshu — 4 ex, pupa from cocoon between bark and wood of *Salix sachalinensis*, Nagano-ken, Kamiina-gun, Hase-mura, Maruyama-dani. 9. VIII. 1986, Y. Arita.

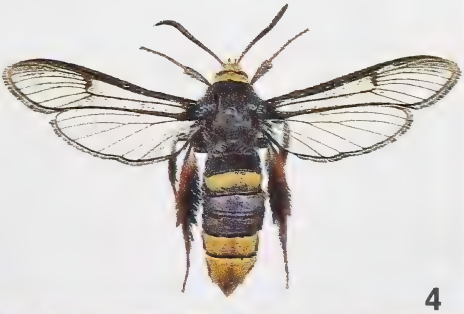
Bionomics: The general habits of the immature and adult stages of *S. yezoensis* very closely resemble those of *S. apiformis* (Clerck, 1759) (Fibinger & Kristensen 1974: 30; Baker 1985: 371). The adult female of *S. yezoensis* flies actively around the trunk of the host-tree; the eggs are usually oviposited singly, rarely in clusters, in crevices of the bark, in cracks or on the surface of the lower part of the trunk of the host-tree during the day (Figs 6 & 8). The larva makes an irregular gallery between the bark and wood in the lower part of the trunk and into the thick root near the surface of the ground. The elongate-ovate cocoon is 10.0—12.0 mm in width and 26.0—30.0 mm in length. It is constructed of small pieces of wood chips and lined with tough silk and is situated in the galleries close to the bark. The adult emerges in the morning, from the end of June to early August, the pupa remaining extruded from the cocoon (Fig. 7). Copulation takes place on the trunk, or sometimes on the leaves of the lower part of the host-tree (Fig. 5). The larval period is not known in Japan, but we found pupae together with apparently full-grown larvae under the

Figs 1—8: *Sesia yezoensis* (Hampson).
1. Male adult from *Populus nigra* var. *italica*; 2. Ditto, female; 3. Male adult from *Salix sachalinensis*; 4. Ditto, female; 5. In copula on leaf of *Populus nigra* var. *italica*, 10. VII. 1985; 6. Egg laying on trunk of *Salix sachalinensis*, 5. VIII. 1985. 7. Extruded pupal case, host-plant, *Salix sachalinensis*; 8. Egg clusters on surface of bark, host-plant, *Populus nigra* var. *italica*.


1


2


3


4

5

6

7

8

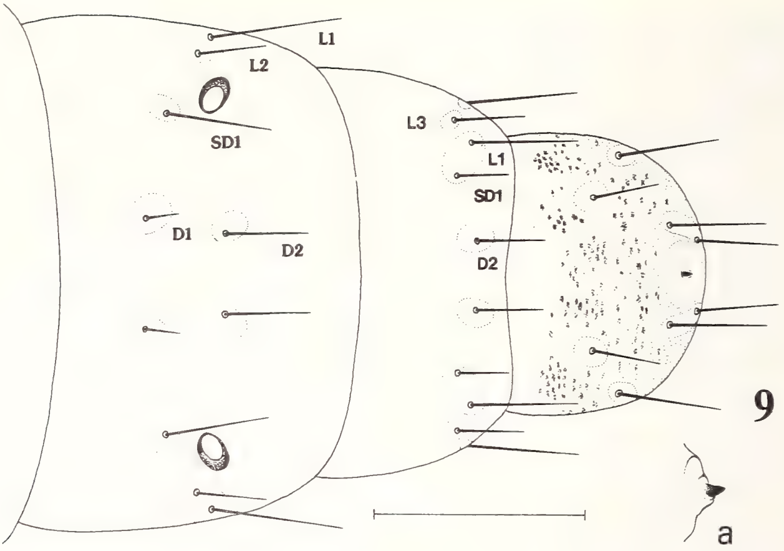


Fig. 9: *Sesia yezoensis* (Hampson), dorsal view of eighth to tenth abdominal segments. a: enlarged anal shield spine. Scale line = 2.0 mm.

bark of the host-tree. It appears that the larval period lasts for two years. It is well known that *Sesia* species strongly resemble hornets (? *Vespa crabro*) in profile. The wing of *S. yezoensis* exhibits strong mimicry to the yellow-marked horsefly, *Tabanus chrysurus* Loew (Tabanidae), according to observations by K. Fukuzumi.

Host-plants: *Populus nigra italica* and *Salix sachalinensis* (Salicaceae).

Zusammenfassung

Raupe und Puppe des Glasflüglers *Sesia yezoensis* werden beschrieben und abgebildet. Die Futterpflanze *Salix sachalinensis* wird zum erstenmal nachgewiesen, und einige Angaben zur Bionomie werden gemacht.

References

Baker, B. R. (1985): Sesiidae. — In: Heath, J. & A. M. Emmet (eds.), The Moths and Butterflies of Great Britain and Ireland, 2: 269—388, pl. 14, Harley Books, Essex.

Bartel, M. (1912): Family: Aegeriidae (Sesiidae). — In: Seitz, A. (ed.), Macrolepid. World, 2: 375—416, pls. 50—52.

Dalla Torre, K. W. von & E. Strand (1925): Aegeriidae. — In: Strand, E., Lepidopterorum Catalogus, 31: 202 pp. W. Junk, Berlin.

Fibiger, M. & N. P. Kristensen (1974): The Sesiidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark. — Fauna Entomologica Scandinavica 2: 91 pp., 144 figs.

Hampson, G. F. (1919): A classification of the Aegeriadae of the Oriental and Ethiopian regions. — Novit zool. 26: 46—119.

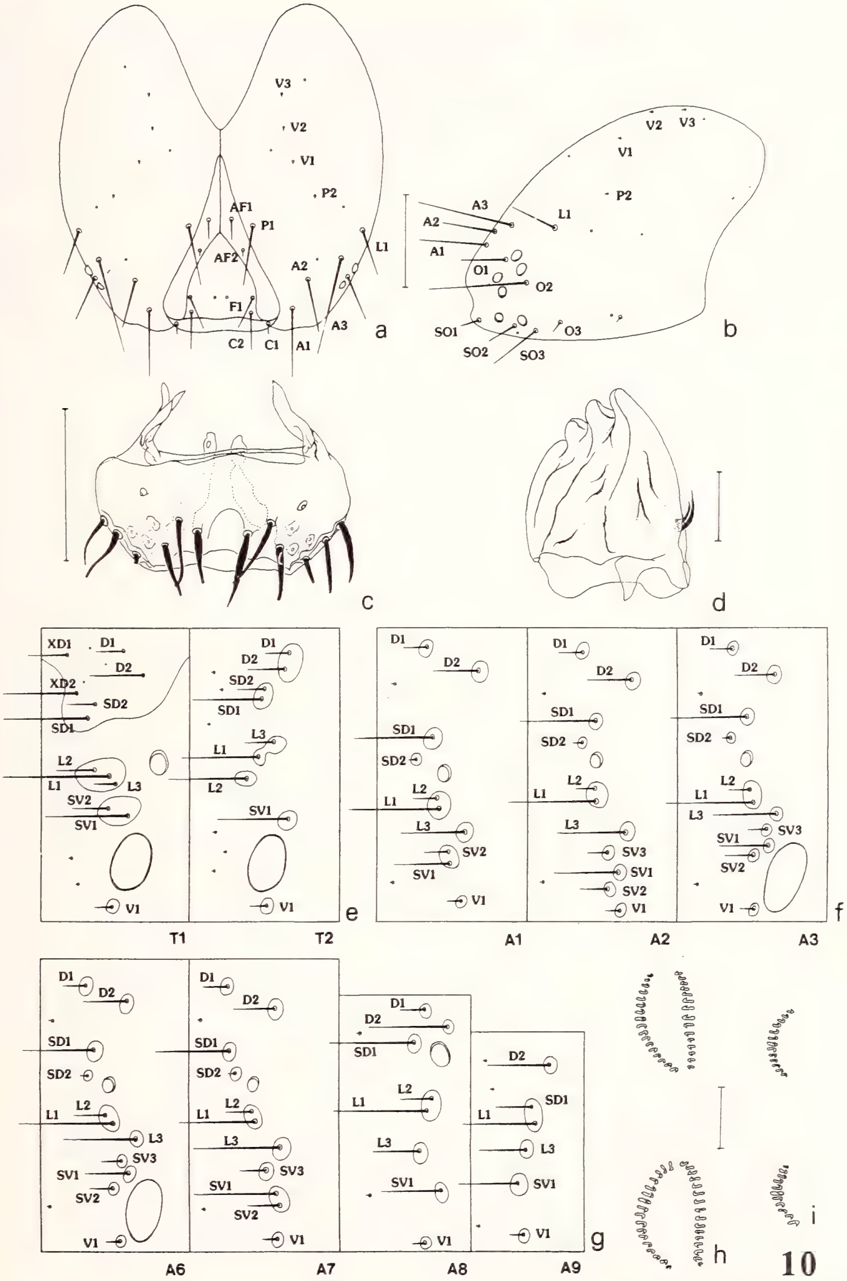
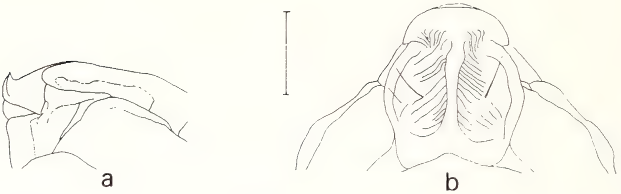
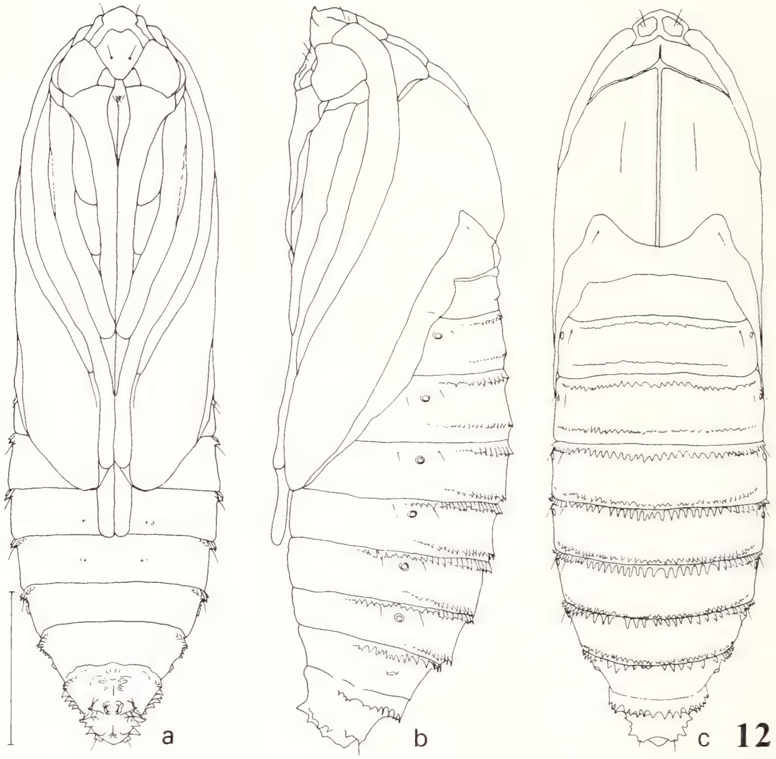

V3
V2
V1
P2
AF1
P1
AF2
L1
A2
F1
A3
C2
C1
A1
a
V2
V3
V1
P2
A3
L1
A2
A1
O1
O2
SO1
O3
SO2
SO3
b
c
d
XD1
D1
D2
XD2
SD2
SD1
L2
L1
L3
SV2
SV1
V1
D1
D2
SD2
SD1
L3
L1
L2
SV1
V1
e
T1
T2
D1
D2
SD1
SD2
L2
L1
L3
SV2
SV1
V1
D1
D2
SD1
SD2
L2
L1
L3
SV3
SV1
SV2
V1
D1
D2
SD1
SD2
L2
L1
L3
SV3
SV1
SV2
V1
f
A1
A2
A3
D1
D2
SD1
SD2
L2
L1
L3
SV3
SV1
SV2
V1
D1
D2
SD1
SD2
L2
L1
L3
SV3
SV1
SV2
V1
D1
D2
SD1
L2
L1
L3
SV1
V1
D2
SD1
L1
L3
SV1
V1
g
A6
A7
A8
A9
h
i
10

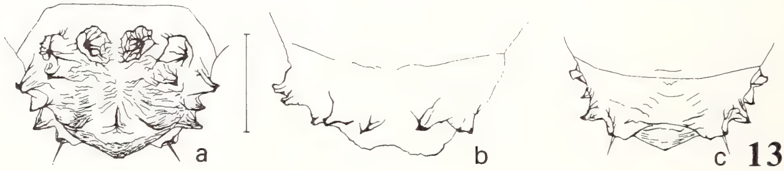
Fig. 10: *Sesia yezoensis* (Hampson), mature larva.
a. Head, dorsal view; b. Oceller region, left side; c. Labrum, dorsal view; d. Mandible, ventral view; e. Pro- and mesothorax; f. First to 3rd abdominal segments; g. Six to 9th abdominal segments; h. Third abdominal proleg, ventral view; i. Anal proleg, ventral view. Scale line: a & b = 1.0 mm; c, d, h & i = 0.5 mm.



11



12



13

Figs 11—13: *Sesia yezoensis* (Hampson), pupa, male.
11. Frontal process. a: lateral view; b: dorsal view; 12. Total aspect. a: ventral view; b: lateral view; c: dorsal view; 13. Spines of tenth abdominal segments. a: ventral view; b: lateral view; c: dorsal view. Scale line: 11a—b = 1.0 mm; 12a—c = 5.0 mm; 13a—c = 1.0 mm.

Heppner, J. B. & W. D. Duckworth (1981): Classification of the Superfamily Sesioidae (Lepidoptera: Ditrysia). — Smithson. Contr. Zool. 314: 1—144.

Inoue, H. (1954): Check List of the Lepidoptera of Japan, Part 1: Micropterigidae — Phaloniidae, XIII + 112 pp. — Rikusuisha, Tokyo.

Inoue, H. (1982): Sesiidae. — In: Inoue, H. et al., Moths of Japan 1: 234—238, 2: 201—202, pls. 4, 228, 296—297. Kodansha, Tokyo. (In Japanese)

Matsumura, S. (1931): A list and new species of Aegeridae (sic) from Japan. — Insecta matsum. 6: 4—12, pl. 1.

Yutaka Arita, Zoological Laboratory, Faculty of Agriculture, Meijo University, Tempaku-ku, Nagoya, 468 Japan. — Katsuyuki Funahashi, Hananoki, 3-12-20, Nishi-ku, Nagoya, 451 Japan. — Kazuya Fukuzumi, Heiwagaoka 5-189, Meito-ku, Nagoya, 456 Japan.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 333—338	Bonn, Juli 1992

Ammothea bicorniculata, eine neue Art der Ammotheidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida)

Christine Stiboy-Risch

Abstract. *Ammothea bicorniculata*, a new species of Ammotheidae from Antarctica, is described and illustrated. Two specimens were sampled by dredge near Elephant Island and Princess Martha Coast during RV "Polarstern" cruises 1984/85. The depth range of *A. bicorniculata* was 220 m to 473 m. It is discussed whether analogous development of well functioning Cheliphores in *Ammothea bicorniculata*, *Ammothea striata*, *Ammothea profunda* and *Ammothea gigantea* indicates close relationship between these species.

Key words. Antarctica, Pantopoda, Pycnogonida, Ammotheidae, Taxonomy.

Einleitung

Im antarktischen Sommer 1984/85 fanden zwei Expeditionsfahrten mit der FS „Polarstern" statt. Während dieser Reisen wurde eine beachtliche Anzahl von Pantopoden als Beifang gesammelt. In dem bisher aufgearbeiteten Material sind zwei adulte Exemplare (ein Weibchen und ein Eier tragendes Männchen) einer bisher unbekannten Art entdeckt worden. Die Fundorte liegen nahe Elephant Island und an der Princess Martha Coast/Weddell-Sea.

Artbeschreibung

Ammothea bicorniculata sp. n.

Holotypus: 1 Weibchen adult. Zoologisches Institut und Museum Hamburg. Eing. Nr. A 8/92.
Fundort: Antarktis, Princess Martha Coast, 73 23' S, 21 30' W, 473 m Tiefe am 18. 2. 1985 mit einem Grundschleppnetz des FS „Polarstern".
Paratypus: 1 Männchen adult. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn. Nr. Py 92.1.
Fundort: Antarktis, Elephant Island, 63 30' S, 54 15' W, 220 m Tiefe am 21. 11. 1984 mit einem Trawl des FS „Polarstern".

Beschreibung: Der Körper ist deutlich segmentiert mit nach vorn gerichteten Rückenkämmen von gleicher Höhe wie der Augenhügel (Abb. 1). Die Rückenkämme sind spärlich fein bestachelt. Die Körpergestalt ist schmal, die breiteste Stelle in Höhe des Augenhügels beträgt 3,12 mm, die Länge vom Stirnrand des Augensegmentes bis zum 4. Beinfortsatz 11,04 mm. Am frontalen Vorderrand des Kopfteils befinden sich zwei Hörnchen von 0,6 mm Höhe. Das Integument ist rauh, stumpf und fein bestachelt. Die beintragenden Lateralfortsätze sind distal ungefähr halb so weit voneinander entfernt wie die Breite eines Fortsatzes. Am distalen Rand aller Seitenfortsätze befinden sich jeweils zwei niedrige Höcker mit einigen Borsten. Der Augenhügel ist hoch, in eine kleine Spitze auslaufend und in der Mitte des Cephalons sitzend. Die

Augen sind rundlich, stark pigmentiert und ungleich groß, die vorderen deutlich größer als die hinteren. Sie sind einander genähert und befinden sich in subterminaler Lage.

Die Proboscis setzt in einem spitzen Winkel ventral unter dem Cephalon an. Sie ist rundlich, in der Mitte am stärksten aufgetrieben und nach der Formel von Fry & Hedgpeth (1969) als B':1 zu beschreiben. Die Mundöffnung ist relativ groß, dreieckig, mit behaarten Lippen und umgeben von einem etwas vorstehenden Rand.

Das Abdomen ist länglich und nach oben gerichtet. Bis zur Mitte ist es von ungefähr gleichem Durchmesser, dort befindet sich eine Verbreiterung, danach läuft es bis zur Spitze konisch zu. Es ist rundum leicht beborstet und reicht ungefähr bis zur Mitte der ersten Coxen der 4. Extremitäten.

Die Cheliphoren sind von annähernd gleicher Größe, zweigliedrig und funktionsfähig. Der Scapus ist an der Basis schmal, beborstet und verbreitert sich zum Ende hin. Die Hand trägt dorsal ebenfalls einige Borsten. Die beweglichen und unbeweglichen Finger sind an den Spitzen auffällig dunkel gefärbt und können sich kreuzen.

Palpen neungliedrig, Längenverhältnisse siehe unten. Die ersten drei Glieder sind sehr spärlich beborstet, während die 4. bis 9. Glieder — vor allem ventral — stark beborstet sind.

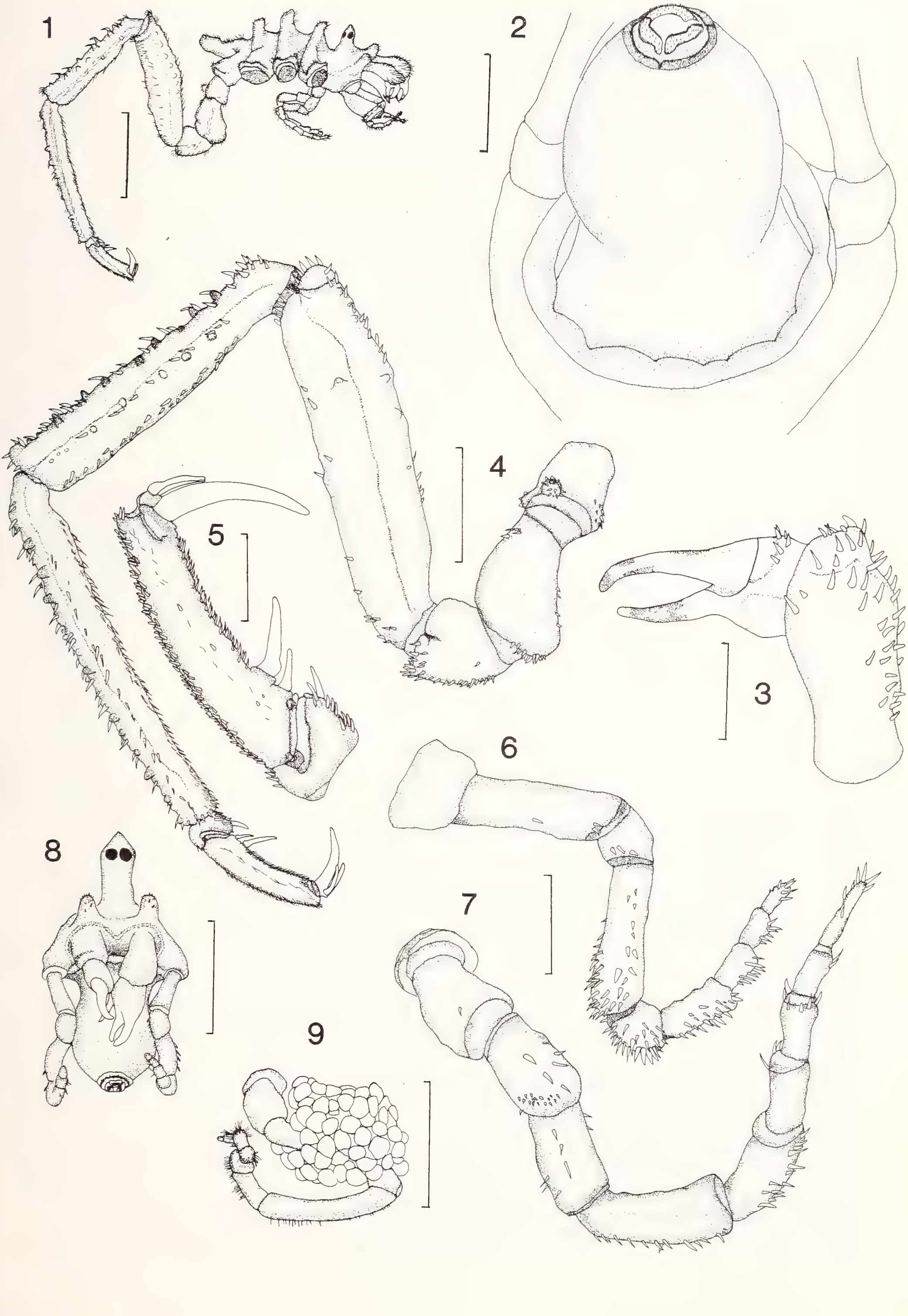
Oviger zehngliedrig, ohne Zähnchen oder Endkralle. Die Gelenke, die die Oviger anwinkeln, liegen zwischen dem 4. und 5. sowie dem 5. und 6. Segment. Bis auf die ersten zwei tragen alle weiteren Segmente Borsten.

Gangbeine: Die drei Coxen sind ventral mehr oder weniger stark beborstet. Coxa 1 ist das kürzeste Glied, es trägt auf seiner Dorsalfläche zwei deutliche, beborstete Höcker, während Coxa 2 die längste unter den drei gleichnamigen Gliedern darstellt. Geschlechtsöffnungen befinden sich auf allen vier Beinpaaren und sind — wie es bei Weibchen der Gattung *Ammothea* die Regel ist — relativ groß und auffällig. Das Femur ist dicker als 1. und 2. Tibia. Die 1. Tibia ist kürzer als Femur und 2. Tibia. Die 2. Tibia ist länger und schlanker als das Femur bzw. die 1. Tibia. Auf der 1. und 2. Tibia fallen dorsal zwei Reihen von kleinen Höckern ins Auge, die z. T. auf ihrer Spitze eine Borste tragen. Dorsal und lateral auf allen drei Beingliedern befinden sich lose Reihen von Borsten, die z. T. von kleinen Höckern unterbrochen sind.

Der Tarsus ist kurz und kurz bestachelt, mit einem größeren Stachel, der zum Propodus gerichtet steht.

Der Propodus ist lang und schlank, die Sohle gerade, ohne Ferse, ventral mit einem großen und einem kleineren Stachel besetzt. Kurze dichte Bestachelung befindet sich sowohl distal als auch ventral. Die Hauptkralle ist etwa halb so lang wie der Propodus und flach gekrümmt. Die Nebenkralle ist wenig länger als die Hälfte der Hauptkralle.

Abb. 1—9: *Ammothea bicorniculata* sp. n., Abb. 1—7: Holotypus ♀, Sammlung ZIM Hamburg und Abb. 8—9: Paratypus ♂, Sammlung Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Bonn. — (1) Habitus von lateral, (2) Proboscis von ventral, (3) linkes Chelíphor, (4) drittes linkes Gangbein, (5) Tarsus und Propodus, (6) rechter Palpus, (7) rechter Oviger, (8) Habitus von frontal, (9) linker Oviger mit Eipaket.
Maße: (1) — 5 mm; (2—3) — 1 mm; (4) — 3 mm; (5—7) — 1 mm; (8—9) — 3mm.



Maße (in mm): Körperlänge (Stirnrand—4. Seitenfortsatz) 11,04; größte Breite des Körpers 3,11; Länge des Abdomens 3,1; Breite des Abdomens 1,2; Kopfteil, größte Breite 3,11; Augenhügel, größte Höhe 1,8; größter Durchmesser 1,05; Proboscis, größte Länge 3,6; größte Breite 2,25; Chela, Scapus 2,55; Hand 1,95; beweglicher Finger 1,5; Palpus, P1 0,6; P2 1,86; P3 0,54; P4 1,62; P5 0,54; P6 0,78; P7 0,48; P8 0,42; P9 0,36; Oviger, O1 0,36; O2 1,2; O3 1,08; O4 0,9; O5 1,44; O6 1,08; O7 0,72; O8 0,66; O9 0,48; O10 0,84; 3. linkes Gangbein, 1. Coxa 1,8; 2. Coxa 2,85; 3. Coxa 2,1; Femur 9,32; 1. Tibia 8,63; 2. Tibia 10,35; Tarsus 0,48; Propodus 3,3; Hauptkralle 1,65; Nebenkralle 0,9.

Beschreibung des Paratypus: Der Paratypus unterscheidet sich vom Holotypus — abgesehen vom Geschlecht — durch unterschiedlich große Cheliphoren: Die linke Schere ist deutlich größer als die rechte (Abb. 8). Es ist wahrscheinlich, daß es sich dabei nicht um einen geschlechtsspezifischen Unterschied handelt, sondern um ein Artefakt, wie es durch eine mißglückte Häutung entstehen kann.

Genitalporen befinden sich auf den 4 hinteren Extremitäten.

Oviger zehngliedrig, ohne Zähnchen oder Endkralle, Längenverhältnisse siehe unten. Das Hauptgelenk befindet sich zwischen dem 4. und 5. Segment. Insbesondere die Segmente 5 bis 10 sind fein beborstet. Der Durchmesser eines Eies beträgt 0,45 mm.

Maße (in mm): Körperlänge (Stirnrand—4. Seitenfortsatz) 11,3; größte Breite des Körpers 3,4; Länge des Abdomens 3,11; Breite des Abdomens 1,2; Kopfteil, größte Breite 3,4; Augenhügel, größte Höhe 1,8; größter Durchmesser 0,9; Proboscis, größte Länge 4,35; größte Breite 2,25; Linke Chela, Scapus 2,85; Hand 2,1; beweglicher Finger 1,5; Rechte Chela, Scapus 1,95; Hand 1,65; beweglicher Finger 1,2; Palpus, P1 0,6; P2 1,5; P3 0,45; P4 1,5; P5 0,42; P6 0,72; P7 0,45; P8 0,42; P9 0,36; Oviger, O1 0,6; O2 1,8; O3 und O4 nicht bestimmbar, da von Eiern bedeckt; O5 3,6; O6 1,5; O7 0,6; O8 1,35; O9 0,9; O10 0,75; 3. linkes Gangbein, 1. Coxa 2,1; 2. Coxa 3,1; 3. Coxa 2,1; Femur 9,2; 1. Tibia 8,3; 2. Tibia 9,7; Tarsus 0,48; Propodus 3,15; Hauptkralle 1,2; Nebenkralle 0,66.

Diskussion

In der Gattung *Ammothea* besitzen Subadulte voll entwickelte und funktionsfähige Cheliphoren, die sich in der Regel im weiteren Verlauf der Ontogenese zurückbilden und als reduzierte Stummel bei erwachsenen Tieren anzutreffen sind. Bisher sind drei Arten bekannt, die im adulten Zustand über funktionsfähige Cheliphoren verfügen: *Ammothea striata* (Möbius, 1902), *Ammothea gigantea* (Gordon, 1932) und *Ammothea profunda* (Losina-Losinsky, 1961). Während *A. profunda* bei den Kurilen-Inseln gefunden wurde, kommen die beiden anderen Arten in der Antarktis bzw. Subantarktis vor.

Eine weitere als *Achelia neotenica* (Krapp, 1986) beschriebene Art mit funktionellen Chelae, ist wahrscheinlich eher zur Gattung *Ammothea* zu stellen (pers. Mitt. Krapp, 1991).

A. bicorniculata ist von den ersten drei genannten Arten durch folgende Merkmale unterscheidbar (Tab. 1):

A. striata besitzt eine charakteristische, gleichmäßig nach unten gekrümmte Proboscis, für die Fry & Hedgpeth (1969) die Formeln B,B' oder J:2: E, E' oder E''' entwickelt haben. Die Proboscis von *A. bicorniculata* hat eine völlig andere Gestalt und kann mit der Formel B':1 beschrieben werden. Neben diesem sofort ins Auge fallenden Unterschied unterscheiden sich die Formen der Rückenkämme (bei *A. striata*

Tabelle 1: Vergleich wichtiger Bestimmungsmerkmale der als Adulte scherentragenden Ammotheiden (nach Gordon 1932 und Fry & Hedgpeth 1969, erweitert).

	A. striata	*A. gigantea*	*A. profunda*	*A. bicorniculata*
Proboscis	lang, schlank so lang wie der Körper B,B’ o. J:2:E,E’ o. E’”	dick, gerade ⅘ des Körpers D’ o. D:1	schlank nicht so lang wie der Körper C:2:E	rundlich, gerade weniger als ½ des Körpers B’:1
Scapus	so lang wie Chela und weniger als ½ der Proboscis	2x so lang wie Chela und ¾ der Proboscis	~ 2x so lang wie Chela und ½ der Proboscis	wenig länger als Chela und fast ¾ der Proboscis
Gangbein	2. Tibia längstes Segment	Femur längstes Segment	2. Tibia längstes Segment	2. Tibia längstes Segment
Propodus	keine größeren Stacheln proximal/ventral	2 größere Stacheln proximal/ventral	keine größeren Stacheln proximal/ventral	2 größere Stacheln proximal/ventral

nach caudal gerichtet), die Palpenkonfiguration (bei *A. striata* ist z. B. das 6. Segment etwa so lang wie das 7.) und die Bestachelung von Tarsus bzw. Prodopus (bei *A. striata* kommen keine größeren Stacheln vor).

A. gigantea weicht durch seine beeindruckende Größe ab. Während bei *A. bicorniculata* die Beinlänge etwa 40,5 mm beträgt, erreicht diese bei *A. gigantea* 116—146 mm (Fry & Hedgpeth 1969). Bei *A. gigantea* ist der Scapus absolut und relativ länger und das Femur längstes Segment der Gangbeine. Die Proboscis wird von Fry & Hedgpeth mit der Formel D’ oder D:1 beschrieben und erscheint relativ massig.

A. profunda ist durch eine flache und unregelmäßige Ausprägung der Rückenkämme gekennzeichnet. Die Form der Proboscis ist andersartig und nach Fry & Hedgpeth mit der Formel C:2:E zu beschreiben.

Nur *A. bicorniculata* besitzt am Cephalonrand zwei auffällige (namengebende) Hörnchen.

Es stellt sich die Frage, ob aufgrund der übereinstimmenden Ausbildung funktionsfähiger Cheliphoren auf eine nähere systematische Verwandtschaft zwischen den genannten Arten zu schließen ist, oder ob es sich um analoge funktionale Anpassungen handelt.

In der Literatur gibt es zu Phylogenie und Systematik unterschiedliche Auffassungen. Gordon (1932) hat die ihr damals bekannten Arten *A. striata* und *A. gigantea* eindeutig zusammengestellt und als nah verwandt betrachtet. Fry & Hedgpeth (1969) haben eine neue Systematik der Ammotheidae aufgestellt — die sich nicht durchgesetzt hat —, in der die Arten mit funktionsfähigen Scheren zu verschiedenen Gattungen gestellt worden sind. Zur Gattung *Thavmastopycnon* wurden die Arten *Thavmastopycnon* (*Ammothea*) *striata* und *Thavmastopycnon* (*Ammothea*) *profunda*, zur Gattung *Magnammothea* wurde *Magnamothea* (*Ammothea*) *gigantea* gezählt. Arnaud & Bamber (1987) haben die Ammotheidae als polyphyletische Gruppe angesehen.

Es erscheint aufgrund der Verschiedenheit anderer morphologischer Merkmale nicht wahrscheinlich, daß *A. striata*, *A. gigantea*, *A. profunda* und *A. bicorniculata* eine systematische Einheit bilden. Die Frage, ob es sich bei der nicht stattfindenden Reduktion der Cheliphoren um funktionsmorphologische Anpassungen handeln könnte, ist ohne genaue Kenntnis der Ökologie und der Lebensweise nicht zu beantworten. Eine abschließende Beurteilung ist daher gegenwärtig nicht möglich. Angesichts der innerhalb der Gattung *Ammothea* regelhaft auftretenden Tendenz zur Reduktion der Cheliphoren liefern die hier diskutierten Ausnahmen Anregung für vielfältige Spekulationen zur Evolution und Artbildung der Ammotheidae.

Danksagung

Herr Prof. Dr. G. Hartmann schuf den Rahmen, in dem diese Arbeit möglich wurde. Frau Dr. Ute Mühlenhardt-Siegel sortierte das Material. Herr Dr. Franz Krapp ermutigte mit seinem Rat und las Korrektur. Mein Mann Markus Risch setzte sich kritisch mit der vorliegenden Arbeit auseinander und half mir bei der Gestaltung. Ihnen allen sei sehr herzlich gedankt. Die Arbeit erfolgte mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Zusammenfassung

Ammothea bicorniculata wird als eine neue Art der Ammotheidae vorgestellt und beschrieben. Der Holotypus — ein adultes Weibchen — ist an der Princess Martha Coast in 473 m Tiefe gefangen worden, während der Paratypus — ein adultes, Eier tragendes Männchen — nahe Elephant Island aus 220 m Tiefe stammt. *A. bicorniculata* besitzt im adulten Zustand voll entwickelte und funktionsfähige Cheliphoren und gehört mit *A. striata*, *A. gigantea* und *A. profunda* zu den wenigen Ausnahmen in der Gattung *Ammothea*, die über dieses Merkmal verfügen. Eine nähere Verwandtschaft dieser Arten wird nicht angenommen, obwohl eine abschließende Beurteilung gegenwärtig nicht möglich ist.

Literatur

Arnaud, F. & R. N. Bamber (1987): The Biology of Pycnogonida. — Adv. Mar. Biol. 24: 1—96.

Fry, W. G. & J. W. Hedgpeth (1969): The Fauna of the Ross Sea, Part 7 Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. — Bull. New Zealand Dept. sci. ind. Res. 198: 1—139.

Gordon, I. (1932): Pycnogonida. — Discovery Rep. 6: 1—138.

Christine Stiboy-Risch, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 339—348	Bonn, Juli 1992

Octochaetid earthworms of the Canary Islands

José Antonio Talavera

Abstract. The study of 379 specimens of *Dichogaster* collected at different times of the year has enabled the author to identify two species, *D. affinis* and *D. bolaui* (new recordings for the Canary Islands), as well as to extend their known area of distribution northwardly in the Macaronesia. Both species form part of the modern Canarian fauna, and they are considered to have been introduced accidentally by man from North Africa and the tropical regions of America. All references in literature to the presence of *D. oraedivitis* in the geographical area of the Canaries are refuted. Furthermore the morphology of *D. affinis* and *D. bolaui* is discussed, with some differences detected in the clitellum, penial setae, genital markings, seminal vesicles, as well as in the number of lateral hearts. The aforementioned species lives in highly altered biotopes of the thermo-Canarian zone, where *D. affinis* has managed to spread to a greater extent, with an altitudinal distribution from 4 to 500 m. The preference of *D. affinis* for alkaline soils containing more than 3 % organic matter is indicated by preliminary autoecological data.

Key words. Earthworms, Octochaetidae, Canaries.

Introduction

The presence of populations of *Dichogaster* in the zoogeographically most interesting Macaronesian area is a clear indication of their ability to colonize new geographical zones in spite of the substantial differences between the climate of such zones and those of America and Africa, where, according to literature, the genus is well represented (Cernosvitov 1938; Cognetti 1908; Csuzdi & Zicsi 1989; Michaelsen 1897, 1914; Omodeo 1958, 1973; Righi et al. 1978).

This genus had been cited only for the Cape Verde Islands (Cognetti 1908) and more recently for the Canaries (Talavera & Bacallado 1983) where it was little-known and had not come to the attention of researchers from abroad. Three basic goals have been pursued in the present paper. First, to provide a comprehensive set of data on insular distribution and ecology of those species which succeeded in establishing themselves in the Canarian Archipelago. Our second goal was to collect more information on the variability and morphological differences (with a view to analyzing them in the "Discussion"). Thirdly, to cast some light on misidentifications of certain Canarian specimens in the literature, improperly attributed to *D. oraedivitis*.

Material and methods

The material examined was collected from 1977 onwards in Tenerife, subsequently in La Gomera, Gran Canaria, Fuerteventura, and also Lanzarote (Fig. 1); the islands of La Palma and El Hierro were unsuccessfully sampled. The sites visited are listed in table I, together with their respective geographic coordinates of 1 x 1 km (UTM), altitude in metres (m), type of habitat and date of collection.

For collecting the specimens two methods were used: formalin spilling over 0.5 m² squares and digging with a geologist's hammer, with the latter proving to be the more effective, given the volcanic nature of Canarian soils. Diagnosis of the species studied was carried out using

50 mature specimens which had been preserved beforehand. The soil analysis techniques used to measure water pH, carbon (C), organic matter (OM) and nitrogen (N) are those described by Talavera (1987). The material studied is lodged in the Department of Animal Biology of the University of La Laguna.

This paper was partially supported by project IX/1989 of the University of La Laguna.

Table 1: Collecting sites.

Sites	UTM (1 x 1 km	Alt (m)	Vegetation	Date
TENERIFE:				
1. Candelaria	CS6537	10	Ornamental plant	8. 11. 1977
2. Santa María del Mar	CS7244	180	Deforested	26. 2. 1977
3. Barranco Balayo	CS8655	20	Avocado trees	8. 4. 1978
4. La Laguna	CS7152	560	Deforested	3. 3. 1980 7. 11. 1981
5. Las Galletas	CS3701	100	Tomatoes	3. 3. 1982
6. San Isidro	CS4607	280	Ornamental plants	3. 3. 1982
7. El Médano	CS4802	15	Greenhouse	5. 9. 1982
8. Jardín Botánico	CS4943	100	Greenhouse	4. 7. 1983
9. Fañabé	CS3009	180	Banana groves	20. 7. 1985
10. Puerto de Santiago	CS2024	80	Avocado trees	21. 7. 1985
11. Alcalá	CS2120	60	Avocado trees	14. 9. 1987
12. Sta. Cruz Tenerife	CS7549	50	Deforested	25. 10. 1987
13. Güimar	CS6431	100	Banana groves	20. 11. 1987
14. Los Silos	CS2138	110	Banana groves	15. 7. 1988
15. Bco. San Andrés	CS8353	20	Avocado trees	6. 12. 1988
16. Bajamar	CS6859	40	Banana groves	10. 12. 1989
GOMERA:				
17. Playa de Santiago	BS8403	160	Avocado trees	16. 7. 1985
18. Laguna de Santiago	BS8402	40	Banana groves	16. 7. 1985
GRAN CANARIA:				
19. Lomo del Galeón	DR3471	100	Avocado trees	14. 8. 1981
20. Bco. de las Vacas	DR5485	200	Papaya trees	14. 8. 1982
21. El Tablero	DR3972	100	Tomatoes	16. 8. 1982
22. Embalse Ayagaures	DR4080	400	Ornamental plants	18. 8. 1982
23. Presa Chamoriscán	DR3877	300	Avocado trees	18. 8. 1982
24. Puerto de Mogán	DR2577	40	Avocado trees	17. 8. 1983
25. La Aldea	DR2296	160	Banana groves	17. 8. 1983
26. Bco. de la Aldea	DR2795	300	Yam	17. 8. 1983
27. Tasarte	DR2598	500	Canebrake	17. 8. 1983
28. Las Palmas	DS5812	4	Ornamental plants	21. 8. 1985
LANZAROTE:				
29. Parque del Reducto	FT4004	4	Ornamental plants	19. 12. 1984
30. San Bartolomé	FT3508	260	Ornamental plants	21. 12. 1984
FUERTEVENTURA:				
31. Gran Tarajal	ES9520	40	Ornamental plants	13. 12. 1984
32. Puerto del Rosario	FS1152	10	Ornamental plants	15. 12. 1984

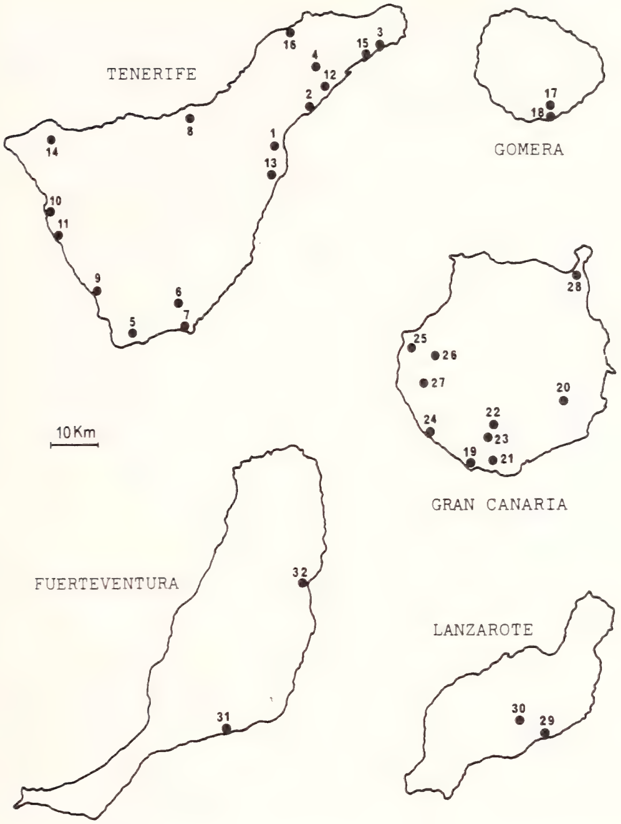

TENERIFE
16
4
15
3
12
2
8
1
14
13
10
11
9
6
5
7
GOMERA
17
18
28
25
26
27
20
24
22
23
19
21
GRAN CANARIA
10 Km
FUERTEVENTURA
32
31
LANZAROTE
30
29

Fig. 1: The islands of Tenerife, La Gomera, Gran Canaria, Lanzarote, and Fuerteventura showing sites mentioned in table I.

Results

Dichogaster affinis (Michaelsen, 1890)

Benhamia affinis Michaelsen, 1890
Dichogaster affinis: Michaelsen, 1900

Description (Fig. 2): Length 16—31 mm, mean 25.3 mm. Segment number 72—124, mean 96. Two female pores between setae "ab" in segment 14; in most cases they are surrounded by an elliptic papilla. Genital markings occasionally lacking and where present are ventromedian in intersegmental furrows 7/8/9/10, 7/8/9/10/11, or seldom in 7/8/9, 8/9/10/11. Clitellum annular located over segments 13—20 (62 % of specimens studied), 13—¼21, 21 (31 % of specimens), and 12—20 (the remaining 7 % of specimens). Two gizzards in segments 6 and 7 respectively; the posterior one extends over segment 8 whereas the anterior presents an edge-shaped muscle fold projecting forward. Spermathecae, two pairs in segments 8 and 9, with a fine penduncle containing a diverticle which widens towards the end to form a minute bladder. Curve-ended penial setae and various sharp denticles alternatively placed.

Collecting sites. — 1: 4 exx (2 adult). 3: 5 exx (4 adult). 5: 9 exx. 6: 6 exx. 7: 1 ex (adult). 8: 4 exx (3 adult). 9: 1 ex (adult). 10: 1 ex (adult). 11: 3 exx (adult). 13: 2 exx. 14: 6 exx (2 adult). 15: 2 exx. 16: 2 exx. 17: 1 ex. 18: 1 ex. 19: 1 ex (adult). 20: 7 exx (5 adult). 21: 23 exx (4 adult). 22: 53 exx (11 adult). 23: 21 exx (3 adult). 24: 36 exx (10 adult). 25: 26 exx (12 adult). 26: 3 exx (1 adult). 27: 2 exx (1 adult). 28: 3 exx. 29: 8 exx (1 adult). 30: 6 exx (1 adult). 31: 2 exx. 32: 9 exx (2 adult).

Ecology and distribution: *D. affinis* is an anthropochorous species which lives at depths of between 1 and 4 cm, mainly in sunny biotopes which receive periodic amounts of water and organic manure. The species shows a clear preference for avocado and banana groves, where the main cores of the population in the islands appear to be centred. It is also frequent in gardens or parks containing exotic plants, and to a lesser extent in greenhouses, tomato crops on the south-southeast side of Tenerife and Gran Canaria, as well as in some habitats — ñame (edible tuberose root of the Yam family) and sugar cane plantations — where human alteration is less common and where the environmental conditions are different. Therefore, the ecological tolerance of *affinis* is evident.

This species fits the characteristics proposed by Bouché (1972) and Lee (1985) for epigeic earthworms; however, the stomach contents of the specimens collected in Parque del Reducto (island of Lanzarote) contained soil with amorphous organic matter, which is more in keeping with the behaviour of endogeic polihumic species. It often forms small populations occupying habitats where no other eartworms are present although it is capable of coexisting with other species, *Amynthas morrisi* (Beddard, 1892), *Pithemera bicincta* (Perrier, 1875), and seldom *A. rosea bimastoides* (Cognetti, 1901). Table I shows that *D. affinis*' preferred habitat is alkaline soils (pH >7) containing amounts of organic matter in excess of 3 % (except for Playa de Santiago). The C/N ratio, which ranges from 4,33 to 19,70 %, reveals that this species has managed to adapt to oxygenated soils, and also to soils with a lower oxygen content (C/N >13).

The introduction of *D. affinis* in the Canaries is quite recent, as shown by its specific insular distribution. It was presumably transported by man in flowerpots and/or the soil of plants imported from America and, to a lesser extent, from Africa; cultivation of some of these plants for commercial purposes commenced in the 19th century (banana and tomatoes), while others such as avocado are more recent, and papaya trees have been imported by immigrants from Venezuela and Cuba over the last few decades.

The finding of this species constitutes a new recording both for the Canary Islands and for Macaronesia. It is wide-spread throughout Gran Canaria, reaching zones as high as 500 m (Tasarte), which leads one to venture the hypothesis that this was the island to receive the first foreign specimens. The presence of *affinis* in La Gomera, Lanzarote and Fuerteventura is merely a token one, with a distribution limited to a few habitats situated at altitudes of 4 and 260 m; however, in Tenerife it is better represented, and is distributed throughout the entire thermo-Canarian zone on the south and south-east sides, which afford an ideal infrastructure for avocado and papaya growing.

Table 2: Mean ($\bar{x}$) and standard deviation (σ) values of the edaphic factors corresponding to 10 soil samples where *D. affinis* lived.

Sites	pH	% C	% OM	% N	C/N
Jardín Botánico (8)	7.0	1.30	2.24	0.30	4.33
Alcalá (11)	7.3	2.37	4.10	0.24	9.87
Güimar (13)	7.6	2.55	4.44	0.21	12.14
Los Silos (14)	7.5	7.31	12.60	0.41	17.82
Bco. San Andrés (15)	7.9	3.60	6.20	0.27	13.33
Bajamar (16)	7.0	2.43	4.20	0.35	6.94
Playa Santiago (17)	8.1	1.72	2.97	0.13	13.23
Laguna de Santiago (18)	7.4	2.54	4.38	0.27	9.40
Lomo de Galeón (19)	7.6	3.35	5.76	0.17	19.70
Puerto de Mogán (24)	7.9	2.20	3.70	0.20	11.00
	$\bar{x}$ 7.5	**2.93**	**5.04**	**0.23**	**12.57**
	σ 0.3	**1.67**	**2.89**	**8.41**	**4.62**

Dichogaster bolaui (Michaelsen, 1891)

Benhamia bolavi Michaelsen, 1891
Dichogaster bolaui: Michaelsen, 1900

Description (Fig. 3): Length 53—76 mm, mean 62 mm. Segment number 107—136, mean 125. A single female pore surrounded by a thin ventromedian papilla located on the "aa" setal line of segment 14. Genital markings not present, appearing is only one specimen between setae "ab" in segment 19. Clitellum annular in 13, 14—19, presenting two deep parallel ventral furrows along segments ½17—½19. Lateral hearts in 8—12 or 9—12, which are larger in the latter three. Two pairs of plurilobulated seminal vesicles in segments 11 and 12. Asymmetric prostates, the anterior pair takes up segments 17 and 18, while the posterior pair is confined to 19. Single spermathecae, two pairs in segments 8 and 9, with a thick peduncle featuring a diverticle which widens distally in the shape of an acorn.

Collecting sites. — 2: 6 exx (3 adult). 4: 121 exx (5 adult). 12: 4 exx.

Ecology and distribution: The species *bolaui* has been found only on the eastern side of Tenerife (a new record for the Canaries, and a second for Macaronesia) and in view of the difficulty involved in reliably defining an altitude distribution range, we will limit ourselves here to indicating that it was collected in two urban areas situated at heights of 180 and 560 m, respectively. Its presence in very old parts of the metropolitan area of Santa Cruz—La Laguna indicates a longer period of colonization than that of *D. affinis*, and is doubtless a result of farming and shipping activities which commenced in the XVI century.

It is an endogeic species whose living quarters can be found near sewage drains and close to the cesspools in the yards of old houses in the metropolitan area. It has not succeeded in colonizing other types of habitats, such as tropical cultures, perhaps due to the strong selective pressure it has to withstand from other species living off similar resources. It seems, therefore, that the process of dispersal of *D. bolaui* is currently at a standstill and is even decreasing due to the constant and progressive

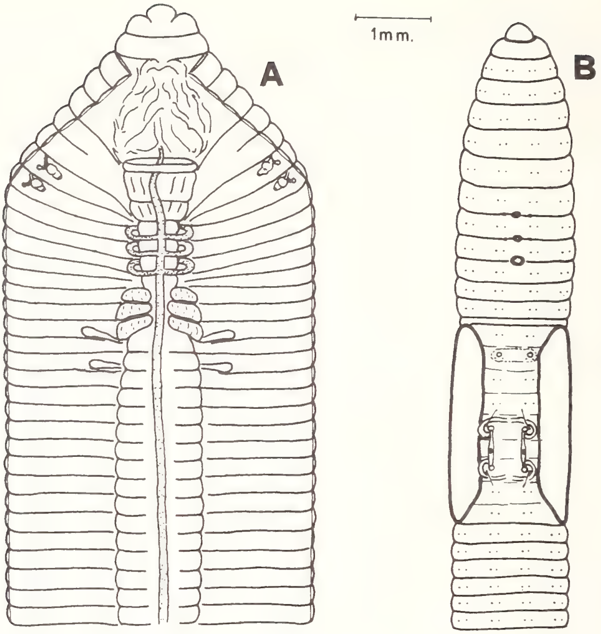


Fig. 2: *Dichogaster affinis.* A = General dissection of the anterior region; B = External morphology (lateral view).

transformation of the urban environment in which it lives. The large number of immature specimens collected during the months of October, November and February is a possible indication that the sexual maturity of *bolaui* takes place in the spring. However it was not possible to prove this due to the difficulty we encountered in gaining access to the urban refuges where they usually live. With regard to the immature specimens, it is worth noting that their collection took place when they surfaced after prolonged periods of rainfall.

Discussion

According to Jamieson (1974) the genus *Dichogaster* includes more than 100 species, a figure increased to 200 by Gates (1982), which is very striking and at the same time causes one to wonder whether the creating of new species during the 1970s was really so notable. The present author considers that a thorough revision of the above-mentioned genus is needed in order to avoid it being used as a permanent refuge for those species for which sufficient evidence has not been given, such as *D. cheranganiensis* Cernosvitov, 1938; *D. kakulimana* Michaelsen, 1914; *D. navana* Michaelsen, 1938; *D. badajos* Righi et al., 1978. The original descriptions of these were based on one specimen alone and the possibility of carrying out a more thorough taxonomic comparative study was ruled out. Clearly, a careful analysis of the range of specific mor-

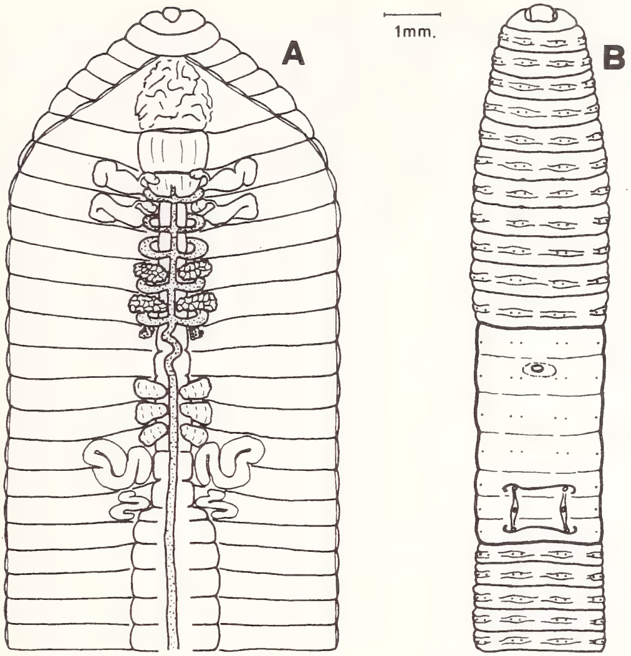


Fig. 3: *Dichogaster bolaui.* A = General dissection of the anterior region; B = External morphology (lateral view).

phological variability could help correct past mistakes or help avoid arbitrary identifications of new taxa. There must be no recurrence of previous cases such as those of *D. rugosa* (Eisen, 1896), *D. sinuosus* (Stephenson, 1931), *D. b. decanephre* (Michaelsen, 1908), *D. b. octonephra* (Rosa, 1855) and *D. b. palmicola* (Michaelsen, 1908), the validity of which has already been legitimately questioned.

A comparison between our description of *D. bolaui* and those found in the literature consulted reveals a number of differences. Michaelsen (1891), Omodeo (1955, 1963) and Pickford (1938) describe the position of the clitellum as being between segments 13—20, whereas in the Canarian specimens it is in 13, 14—19, a finding more consistent with Gates (1972), Michaelsen (1900) and Sims & Gerard (1985). Moreover our specimens have a greater number of segments, they are bigger (53—76 mm) and feature two pairs of seminal vesicles in segments 11 and 12 (the same number is indicated by Gates 1972 and Pickford 1938) as compared to the single pair described by Cognetti (1905), Michaelsen (1900) and Omodeo (1955); the number of lateral hearts (up to 5 pairs) is also greater, although it is not advisable to view this as a significant difference, since the two first pairs are extremely thin and may even be absent. At this point it should be noted that among the specimens examined were those collected in Santa María del Mar, which were erroneously assigned to *D.*

oraedivitis (Talavera et al. 1980; Talavera & Bacallado 1983). Hence, we eliminate them from the faunistic catalogue of the Canaries.

The differences between *D. bolaui* and *D. affinis* are noticeable in terms of both morphology (Fig. 2) and habitat. The species *affinis* is smaller, it has two female pores in segment 14 and features 2 to 3 genital markings; this number is consistent with that of South-East Asian earthworms (Gates 1972)), but is greater than that indicated by Stephenson (1931); a wide margin of variability exists, therefore, with a taxonomic significance which should be taken into account. On the other hand, not all the specimens examined present genital markings, which were found in sexually mature specimens only and not always in the same position. The absence of seminal vesicles is also striking since the different descriptions consulted (except for that by Pickford 1938) include 2 to 3 pairs in segments 11, 12 or 10, 11, 12.

On the basis of the details included above, it can be said that the species studied alive in completely different man-modified habitats have not managed to colonize laurel and conifer forests which possess a wealth of faunistic elements (Talavera 1987). Thus, *D. bolaui* lives in the metropolitan area of Tenerife, but does not extend beyond this area, perhaps because of a poorer tolerance of environmental variability and/or the fact that it competes poorly with other endogeic species which are widely distributed throughout the island: *A. rosea bimastoides*; *A. trapezoides* (Dugès, 1828); *A. morrisi*; *M. dubius* (Fletcher, 1887). *D. affinis*, meanwhile, is better represented in specific areas of the thermo-Canarian zone in Tenerife, La Gomera and Gran Canaria, where temperatures are warm enough for it to survive in the shelter of the exotic plants imported by Canarian farmers and immigrants. Plants of this type abound in La Palma, and hence it is likely that hitherto undetected populations of *Dichogaster* exist on the island; the presence of this genus on El Hierro is less probable, since tropical cultures here are more recent and sporadic (having been introduced in the early 1970s). A preliminary review of the literature indicates that its distribution in the rest of the Macaronesian islands has not been fully established yet, and thus a comparative global analysis is ruled out for the moment. The finding of *D. bolaui* in the Cape Verde islands (Cognetti 1908), although of interest from a biogeographical standpoint, does not clarify whether it is wide-spread or not.

Little information is available concerning the edaphic factors of the soils where *Dichogaster* lives; due to insufficient study, Fragoso (1989) found *D. bolaui* in tropical forest soil (lithosols or rendzinas?) with a pH of 7.05 and organic matter content of 9,3 %; in our case it has been impossible to sample the soil, since most of the specimens were found in paved yards. The above values differ from those obtained for soils where *D. affinis* lives, mainly vertisols and sodium soils, with a higher water pH in most cases, and lower organic matter content (except for the sample collected in Los Silos, which contained 12.6 %). To sum up, the autoecological data presented here are virtually unknown and reveal that the species *affinis* is absent in acid soils in the Canary Islands, scarcely present in neutral soils, and appears to favour alkaline soils.

Zusammenfassung

Bei der Untersuchung von 379 Exemplaren von *Dichogaster*, die zu verschiedenen Jahreszeiten auf den Kanarischen Inseln gefangen worden sind, konnten zwei Arten identifiziert werden, *D. affinis* und *D. bolaui* (beide neu auf dem Archipel), womit sich ihr Verbreitungsgebiet in Makaronesien von Süden nach Norden ausgeweitet hat. Beide Arten gehören zur rezenten kanarischen Fauna, wobei man davon ausgeht, daß sie aus Nordafrika oder aus den tropischen Regionen Amerikas von Menschen zufällig eingeschleppt worden sind. Alle Angaben über das Vorhandensein von *D. oraedivitis* auf den Kanarischen Inseln werden als falsch betrachtet. Außerdem wird auch die Morphologie von *D. affinis* und *D. bolaui* beschrieben und diskutiert; insbesondere einige Verschiedenheiten in Clitellum, Penisborsten, Genitalpapillen und Samenbläschen sowie in der Anzahl der Herzbläschen. Beide Arten leben in den sehr stark gestörten Biotopen der wärmeren Unterstufe der Inseln, wo es *D. affinis* gelungen ist, sich im Bereich zwischen 4 und 500 m Höhe stark auszubreiten. Die autoökologischen Daten weisen vorläufig für *affinis* auf eine Vorliebe für alkalische Böden mit einem Gehalt von mehr als 3 % an organischen Stoffen hin.

References

Bouché, M. B. (1972): Lombriciens de France. Ecologie et Systématique. — Ann. Zool. Ecol. anim. (INRA) 72 (2): 1—671.

Cernosvitov, L. (1938): Mission Scientifique de l'Omo. Oligochaeta. — Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris 4 (38): 253—318.

Cognetti de Martiis, L. (1905): Gli Oligocheti della Regione Neotropicale. — Acad. R. Sc. Torino 54: 1—72.

Cognetti de Martiis, L. (1908): Lombrichi raccolti dal Cav. Leonardo Fea nelle Isole del Cape Verde e nel Golfo di Guinea. — Annali Mus. civ. Stor. nat. Genova 4 (44): 1—40.

Csuzdi, C. & A. Zicsi (1989): Neue Dichogaster-Arten aus der Kongo-Region (Oligochaeta: Octochaetidae). — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 86: 133—152.

Fragoso, C. (1989): Las Lombrices de tierra de la reserva El Cielo. Aspectos ecológicos y sistemáticos. — Biotam 1 (1): 38—44.

Gates, G. E. (1972): Burmese earthworms, an introduction to the systematics and biology of megadrile oligochaetes with special reference to southeast Asia. — Trans. Am. phil. Soc. 62 (7): 1—326.

Gates, G. E. (1982): Farewell to North American megadriles. — Megadrilogica 4 (1—2): 12—77.

Jamieson, B. G. M. (1974): The zoogeography and evolution of Tasmanian Oligochaeta. — In Willian, W. (Ed.): Biogeography and ecology in Tasmania, pp. 195—228. The Hague.

Lee, K. E. (1985): Populations and associations. — In Lee, K. E. (ed.): Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use, pp. 89—134. Academic Press, Australia.

Michaelsen, W. (1891): Oligochaeten des Naturhistorischen Museums in Hamburg. — Jb. hamb. wiss. Anst. 8: 3—42.

Michaelsen, W. (1897): Neue und wenig bekannte afrikanische Terricolen. — Jb. hamb. wiss. Anst. 14: 3—71.

Michaelsen, W. (1900): Oligochaeta. — Das Tierreich 10: 1—575.

Michaelsen, W. (1914): Oligochäten aus dem tropischen Westafrika. — Boll. Zool. Gen. e Agr. Portici 9: 171—185.

Omodeo, P. (1955): Oligocheti terricoli del Venezuela raccolti dal dr. Marcuzzi. — Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona 4: 199—212.

Omodeo, P. (1958): La Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba; I. Oligochètes. — Mém. Inst. fr. Afr. noire 53 (4): 9—109.

Omodeo, P. (1963): Some arboricolous Oligochaeta from Ivory Coast. — Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona 11: 211—223.

Omodeo, P. (1973): Oligochètes de l'Angola. — Publ. cult. Co. Diam. Angola, Lisboa 87: 15—57.

Pickford, G. E. (1938): Earthworms in Yucatan Caves. — Publs Carnegie Instn Washington 491 (4): 71—100.

Righi, G., I. Ayres & E. C. R. Bittencourt (1938): — Oligochaeta (Annelida) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. — Acta Amazónica 8 (3): 1—49.

Sims, R. W. & B. M. Gerard (1985): Synopses of the British fauna (new series). Earthworms. — Linn. Soc. London and Brackish-Water Sc. Assoc. 31: 1—167.

Stephenson, J. (1931): Oligochaeta from Burma, Kenya and other parts of the world. — Proc. zool. Soc. London: 33—92.

Talavera, J. A. (1987): Lombrices de tierra presentes en la laurisilva de Tenerife (Islas Canarias). — Misc. Zool. 11: 93—104.

Talavera, J. A. & J. J. Bacallado (1983): Nuevas aportaciones y correcciones al catálogo de los oligoquetos terrícolas de las Islas Canarias (Familias: Ocnerodrilidae, Acanthodrilidae, Octochaetidae, Megascolecidae y Lumbricidae). — Vieraea 12 (1—2): 3—16.

Talavera, J. A., J. J. Bacallado & J. Alvarez (1980): Catálogo provisional de los oligoquetos terrícolas (Familias: Megascolecidae y Lumbricidae) del Archipiélago Canario. — Vieraea 9 (1—2): 83—90.

José Antonio Talavera, Departamento de Biología Animal (Zoología), Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, 38206 La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 2	S. 349—352	Bonn, Juli 1992

Buchbesprechungen

Bischof, H.-J. (1989): *Neuroethologie — Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens.* 254 S., 120 Abb. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (UTB 1473).

Die Neuroethologie befaßt sich mit den neuroanatomischen und neurophysiologischen Grundlagen tierlichen Verhaltens. Dieses Buch in der bewährten Reihe der roten Uni-Taschenbücher bietet eine Einführung in dieses aktuelle Forschungsgebiet der Zoologie, das in letzter Zeit nicht zuletzt auch durch den technischen Fortschritt der Hilfsmittel für seine strukturellen und experimentellen Untersuchungen einen großen Aufschwung erfahren hat. Nach einer allgemeinen Einleitung präsentiert es das Fachgebiet in folgenden Kapiteln: Voraussetzungen; Nervensysteme und Verhalten; Sensorische Mechanismen: Lokalisation und Identifikation von Reizen; Motorische Systeme: Motivation, selektive Aufmerksamkeit und Arousal; Lernen; Interaktionen: Kommunikation und wechselseitige Anpassung von Räubern und Beute; Methoden. Die komplexen Sachverhalte und Deutungen der experimentellen Befunde sind überwiegend verständlich dargestellt. Angesichts der Stoffülle mußten die Auswahl der behandelten Themen sowie die vorgestellten Beispiele wohl durch die Präferenzen des Autors geprägt sein, dies tut der Qualität der Darstellung aber keinen Abbruch. Insgesamt erscheint dieses Buch am ehesten für Studenten geeignet, die im Rahmen ihrer fortgeschrittenen universitären Ausbildung erste Kenntnisse in der Neuroethologie erwerben und später vielleicht auch unter Anleitung selbst einschlägig experimentell arbeiten möchten. Darüber hinaus sei es jedem Zoologen mit ernsthaftem Interesse für die Ethologie empfohlen.

Bei einer Neuauflage dieses Buches sollte mehr redaktionelle Sorgfalt walten, damit Fehler wie z. B. mehrfach unterschiedliche Schreibweisen desselben Autorennamens, falsche Abbildungshinweise oder Worttrennungen wie „Gehir-n . . ." oder „Wer-k . . ." vermieden werden, ebenso eine Formulierung wie (p. 178) „. . . konnten zeigen, daß junge »swamp sparrows« . . .". Die betreffende Art *Zonotrichia georgiana* hat den deutschen Namen „Sumpfammer". Abschließend sei auch eine kritische inhaltliche Anmerkung erlaubt. Der Rezensent vermißt zumindest eine Erwähnung von ethischen Fragen, die sich im Zusammenhang neuroethologischer Forschung stellen. Dieser Hinweis erwächst keineswegs aus einer Einstellung, die derartige zoologische Forschung generell in Frage stellt. Es erscheint aber bei der augenblicklichen allgemeinen Diskussion derartiger Fragen nicht sinnvoll, ihnen in einem solchen Buch völlig aus dem Wege zu gehen. Vor allen Dingen auch Studenten, an die sich dieses Buch in erster Linie wendet, sollten sich damit auseinandergesetzt haben, bevor sie vielleicht selbst neuroethologische Experimente unternehmen.

G. Peters, Bonn

Heptner, V. G., A. A. Nasimovich & A. G. Bannikov (1988): *Mammals of the Soviet Union. Volume I. Artiodactyla and Perissodactyla.* English Edition (Robert S. Hoffmann, Scientific Editor). Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation, Washington, D. C. xiv, 1147 pp., 252 figs.

When its main editor Vladimir G. Heptner deceased in 1975 two volumes of the original edition of the "Mammals of the Soviet Union" had been published (a third volume was posthumously published in 1976). The series was due to be continued under the leadership of Vladimir E. Sokolov but no further volumes have been published until now. Under the very recent political development in the former USSR it seems to be quite uncertain whether the whole project will be completed with its original scope.

In 1975, at the suggestion of Robert S. Hoffmann and under his scientific editorship the Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation undertook the enormous task of making an English edition of this major work on Palaearctic mammals available to the scientific community. Translating and publishing were commissioned to Amerind Publishing Co., New Delhi, India. In 1988, the first volume of the English edition of this important work was available, 27 years after the publication of the original edition. The publication of the two other volumes is expected in the near future.

Of course, the question will arise whether it makes sense to have a non-revised translation of the original edition about three decades after its first publication. Certainly there are some well-founded arguments

against this procedure. E. g., contrary to views of some earlier authors Heptner and his coauthors considered *Capreolus capreolus* and *Capreolus pygargus* to be conspecific, whereas more recent sudies (data summarized by Sokolov & Gromov [1988]) present good evidence for the specific status of both forms. So, in relying on the translation of "Mammals of the Soviet Union" as an authorative source users not familiar with the recent pertinent literature will perpetuate the outdated view of its authors of 1961 which was refuted in the meantime. Nevertheless, even such a relatively long time after their original publication these three volumes remain one of the major sources of information on Palaearctic mammals and definitely the main source for the mammals of the (former) USSR which covers by far the largest portion of the area of this zoogeographical region. Under the present political situation in the former USSR it is very likely to remain so for quite some time to come. Moreover, as very few non-Russian mammalogists are able to read Russian, it is only this translation which makes this enormous wealth of data available for the majority of the international mammalogical scientific community. (German speaking mammalogists are in the lucky position of having had a German translation of all three available volumes quite shortly after their original publication in Russian.) Hopefully the publication of the English edition of the "Mammals of the Soviet Union" will stimulate new interest in and widened research on the mammalian fauna of the vast area of the former USSR. Under the changed political situation mammalogists from other countries ought to be looking forward to growing cooperation with their colleagues from the CIS.

A critical comment must be made on the printing quality. It is rather poor, probably due both to the paper used and the printing process itself. This is especially obvious in some figures (photos) which (at least in the copy available for this review) are mere rectangular areas with an irregular distribution of black and grey blotches in which no detail mentioned in the legend belonging to it is perceptible (e. g. Fig. 29, p. 115; Fig. 246, p. 1036).

As far as the reviewer can judge from a comparison between the German edition and his over-all impression of the English edition, translation and scientific editing were done with great diligence and accuracy. All people involved in having made this translation (and hopefully soon those of the other two volumes of this series) available to the international scientific community of mammalogists have rendered a great service. They did an admirable job for which sincere thanks and appreciation are due to them.

G. Peters, Bonn

Klös, H.-G. & H. Frädrich (Hrsg.) (1991): *Sitzungsberichte der Tagung über Wildschweine und Pekaris im Zoo Berlin (12.—15. Juli 1990).* Bongo **18** (Sonderband), Berliner Zoo, Berlin. 298 S., mit zahlreichen Farb- und SW-Photos, Zeichnungen, Tabellen und Diagrammen.

Nach dem im Jahre 1985 publizierten Bongo-Sonderband mit den Sitzungsberichten des „International Symposium on the Giant Panda" hat der Berliner Zoo nun im Rahmen seiner Zeitschrift einen weiteren Tagungsband vorgelegt. Anlaß für die Tagung über Suiden und Tayassuiden war das 25jährige Dienstjubiläum seines damals stellvertretenden und heute amtierenden Direktors Hans Frädrich, dessen wissenschaftliche Interessen — neben anderen Säugern — schon seit den Zeiten seiner Dissertation diesen Artiodactyla gelten.

Auf eine kurze biographische Einleitung zu diesem Band folgt ein umfangreicher Abschnitt „Monographien", dem sich „Weitere Beiträge" anschließen. Allen Arten der Suiden und der Tayassuiden ist jeweils ein monographischer Beitrag gewidmet, der in seinem Aufbau einer weitgehend einheitlichen thematischen Gliederung folgt. Den Abschluß jeder Art-Monographie bildet jeweils eine tabellarische Zusammenfassung/Summary, in der die wesentlichen Daten zu ihrer Taxonomie, Verbreitung, Gefährdung/Schutzstatus sowie ihre Biologie übersichtlich zusammengestellt sind. Der Umfang der einzelnen Art-Beiträge ist angesichts des ungleichen Wissensstandes zu den einzelnen Arten natürlich unterschiedlich, insgesamt jedoch bieten besonders auch diejenigen für die weniger bekannten Formen (z. B. *Sus salvanius*, *Babyrousa*, *Hylochoerus*) so reichhaltige Information, wie man sie sonst kaum in einer anderen Publikation finden kann. Dazu tragen auch die zahlreichen Photos und sonstigen Illustrationen bei. Der Rezensent vermißt allerdings die Erwähnung bzw. Diskussion taxonomischer/systematischer Probleme innerhalb der Suiden, so z. B. den nicht einheitlich beurteilten Art-Status von *Sus celebensis* und *Sus verrucosus*. Die Taxonomie ist auch sonst vernachlässigt worden, so im Beitrag über *S. verrucosus*, wo ohne weitere Erläuterungen plötzlich das Trinomen *Sus scrofa verrucosus* verwendet wird (p. 49). Der zweite Teil dieses Tagungsbandes umfaßt Einzelbeiträge zu sehr unterschiedlichen Themen, so u. a. Freiland-

beobachtungen bestimmter Verhaltensweisen des Warzenschweines, histologische Untersuchungen an Suiden und Tayassuiden oder verschiedene Aspekte der Haltung dieser Tiere in Zoologischen Gärten.

Der Berliner Zoo hat mit der Veranstaltung dieses Symposiums und der Publikation seiner Beiträge in dieser Form deutlich gemacht, in welcher Weise — neben anderen — Zoos eine wichtige Rolle auch als wissenschaftliche Einrichtungen wahrnehmen können. Allen Beteiligten darf man zu diesem Band gratulieren. Er gehört in die Hand jedes säugetierkundlich arbeitenden Zoologen, der über sein engeres Arbeitsgebiet hinaus ein Interesse für die gesamte Tierklasse bewahrt hat, kann aber durchaus auch interessierten Laien empfohlen werden. G. Peters, Bonn

Ueckermann, E. (1992): *Das Sikawild. Vorkommen, Naturgeschichte und Bejagung.* 2. Auflage, 103 S., 45 Abb., 30 Tab. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Genau 20 Jahre nach dem Erscheinen der 1. Auflage hat E. Ueckermann, der ehemalige Leiter der Forschungsstelle für Jagdkunde und Wildschadensverhütung des Landes Nordrhein-Westfalen, nun eine erweiterte und überarbeitete Ausgabe seines Buches vorgelegt. In Deutschland kommt das eingebürgerte Sikawild mit einem Bestand von insgesamt ca. 2000 Tieren nur in wenigen Gebieten freilebend vor, ist also ein recht seltenes Tier geblieben, in anderen europäischen Ländern hat es sich nach seiner Einbürgerung aber erheblich mehr ausgebreitet. Nach einer Schilderung der Geschichte der Einbürgerung der Art in verschiedenen Ländern Europas — soweit entsprechend dokumentiert — und der Beschreibung des ursprünglich asiatischen Vorkommens ihrer verschiedenen Unterarten bietet dieses Buch auf der Grundlage teilweise recht begrenzten Materials eine gründliche Darstellung derjenigen Gesichtspunkte der Naturgeschichte des Sikawildes, die im Zusammenhang seiner Hege und Jagd von Interesse sind. Hier ist dieses Buch sicherlich die Quelle für alle wichtigen Informationen und regt in vorbildlicher Weise zur Mitarbeit beim Sammeln von Daten an. Der eigentlich naturgeschichtlich Interessierte vermißt natürlich die Antwort auf eine Reihe von interessanten Fragen, so u. a. in welcher Weise sich Sika- und Damwild in ihren Lebensraumansprüchen dort unterscheiden, wo sie, wie z. B. in einigen Regionen Schleswig-Holstein, gemeinsam vorkommen. Aber vielleicht sind ja solche Wissenslücken ein Anstoß zu entsprechender Forschungsarbeit. G. Peters, Bonn

Lamprecht, J. (1992): *Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation.* 156 S., illustriert. Pareys Studientexte 73. Parey, Berlin & Hamburg.

Diese Einführung wendet sich vor allem an den Jungbiologen, der in seinen ersten Arbeiten große Datenmengen bearbeiten und auswerten muß und diese gleichzeitig in angemessener Weise den Gutachtern präsentieren möchte. Der Autor, Mitarbeiter des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, hat sich große Mühe gegeben, dem Anfänger auf diesem nicht immer leichten Weg behilflich zu sein und Hinweise für die Auswahl geeigneter Stichprobengrößen, die Anwendung statistischer und anderer mathematischer Verfahren auf Datensätze und dergleichen zu geben. Darüberhinaus werden aber auch praktische Hinweise für die Manuskriptabfassung und die Erstellung von Postern gegeben, die auch dem schon Erfahrenen durchaus zu empfehlen sind. C. Naumann

Berkaloff, A., J. Bourguet, P. Farvard & J.-C. Lacroix (1990): *Die Zelle: Biologie und Physiologie.* 695 S., 460 Abb. Aus dem Französischen übersetzt von U. Zellentin & R. Griebel. Vieweg, Braunschweig.

Die Zelle, kleinste dauerhaft lebensfähige Grundstruktur der belebten Materie, ist in den letzten Jahrzehnten sowohl von der morphologischen (d. h. feinstrukturellen) als auch von der funktionellen, d. h. physiologischen, biochemischen und molekularen Seite her Gegenstand intensiver Forschungen gewesen. Eine deutschsprachige Gesamtdarstellung des gegenwärtigen Wissensstandes war längst überfällig. Hier liegt sie nun vor: ein fast 700 Seiten starkes Werk eines französischen Autorenteams. In sechzehn Kapiteln (Zellmembran, Hyaloplasma, Microfilamente, Microtubuli, Ribosomen, endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Apparat, Lysosomen, Mitochondrien, Zellen und Viren, Chloroplasten, Peroxisomen, Mitose, Chromosomen, Nucleolen und Kernhülle) wird eine reich bebilderte und didaktisch gut aufbereitete Darstellung geboten, die gerade auch für den Nicht-Zytologen rasche und gründliche Information bietet. Wichtig erscheint auch das 32seitige Sachregister, das leichten Zugang zu speziellen Bereichen des Buches erlaubt. Insgesamt eine empfehlenswerte Einführung in die Zellkunde. C. Naumann

Oliver, P. G. (1992): *Bivalved seashells of the Red Sea.* Photography by K. Thomas , Illustrations by C. Meechan. 330 pp., 46 plates, illustr. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden & National Museum of Wales, Cardiff.

Sorgfältige monographische Übersichten erleichtern die Arbeit des praktizierenden Biologen und sind daher stets willkommen. Mit „Bivalved seashells of the Red Sea" liegt ein weiteres Buch dieser erfreulichen Kategorie vor: eine kritische Abhandlung aller bisher im Roten Meer nachgewiesener Muscheln, die mit klaren Schlüsseln und guten Abbildungen eine Formenfülle von 411 Arten auch dem Nichtspezialisten zugänglich macht. Ein Kapitel über die Merkmale der Muschelschale bietet eine hervorragende Einführung in die spezielle Terminologie. Den Hauptteil des Buches bilden Artkapitel und Schlüssel zu höheren Taxa und Arten. Auch bei diesen Schlüsseln ist jedes entscheidende Merkmal illustriert. Die Artkapitel enthalten den gültigen Namen, Synonyme, Angabe der Typusart, eine kurze Diagnose, Informationen über Habitat und Verbreitung, und fallweise Bemerkungen. Auf 46 Farbtafeln werden Schalenklappen von vielen Arten abgebildet, wobei die größeren und attraktiven Arten überwiegen. Ein Literaturverzeichnis und ein ausführlicher Index zu den wissenschaftlichen Namen beschließen das großformatige Werk, welches Amateure und Fachleute gleichermaßen ansprechen wird. R. Hutterer

Majoran, S. (1989): *Mid-Cretaceous Ostracoda of northeastern Algeria.* 67 pp., 3 figs, 17 plates. Fossils and Strata 27, Universitetsforlaget, Oslo.

Ostrakoden aus einem mittelkreidezeitlichen Aufschluß in Nordost-Algerien werden beschrieben und paläobiogeografisch interpretiert. Von den 58 aufgefundenen Arten werden 10 als neu beschrieben und eine in eine neue Gattung *Algeriana* gestellt. Alle Taxa werden auf 17 Tafeln sorgfältig in REM-Fotos abgebildet. Die stratigrafische Interpretation erweist sich wegen unzureichender Vergleichsstudien als schwierig. Ein Teil der in Algerien aufgefundenen Arten ist auch aus der Kreide von Israel, Iran, aber auch aus Äthiopien und Somalia bekannt, nur wenige dagegen aus Europa. Viele sind vorläufig nur aus dem Aufschluß in Algerien bekannt. R. Hutterer

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 43, Heft 2, 1992

INHALT

Ankle bones: The Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny
P. Hershkovitz 181

Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik
P. Leyhausen 215

Die Gattung *Ceratocombus* Signoret, 1852 in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Ceratocombidae)
A. Melber & R. Köhler 229

Nabidae (Insecta: Heteroptera) aus Nepal, Nord-Indien und Nord-Pakistan
I. M. Kerzhner 247

Die Puppen der mitteleuropäischen Bärenspinner (Lepidoptera, Arctiidae)
J. Patočka 293

The immature stages of *Sesia yezoensis* (Hampson, 1991) (Lepidoptera, Sesiidae)
Y. Arita, K. Funahashi & K. Fukuzumi 325

Ammothea bicorniculata, eine neue Art der Ammotheidae aus der Antarktis (Pantopoda, Pycnogonida)
C. Stiboy-Risch 333

Octochaetid earthworms of the Canary Islands
J. A. Talavera 339

Buchbesprechungen 349

This journal is printed on acid-free paper.

722

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
NOV 23 1992
LIBRARIES

Band 43, Heft 3, 1992 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 353—354	Bonn, Oktober 1992

Prof. Dr. Martin Eisentraut mit Helfern auf einer Forschungsreise in Mittelkamerun bei Nyasoso, Mt Kupe. Hinter ihm mit Hut Präparator Heiner Mittendorf. Fotografiert von Wolfgang Hartwig im Dezember 1966. — *Prof. Dr. Martin Eisentraut with assistants on an expedition near Nyasoso, Mt Kupe, in central Cameroon. The person behind him wearing a hat is preparator Heiner Mittendorf. Photographed by Wolfgang Hartwig in December 1966.*

Über Wirbeltiere Kameruns und seiner Nachbargebiete: Beiträge zu Ehren von Martin Eisentraut

Die Autoren des vorliegenden Heftes haben ihre Aufsätze einem verehrten Kollegen gewidmet, dessen Forschungsarbeiten in Kamerun wesentliche Grundlagen zur Systematik, Evolution und Biogeographie der Wirbeltiere dieses Landes geschaffen haben. Die Beiträge konzentrieren sich auf Kamerun und Umgebung und würdigen diesen Aspekt der Arbeit des Jubilars.

Über andere Forschungsrichtungen und den beruflichen Werdegang von Martin Eisentraut ist bereits früher geschrieben worden; dies soll hier nicht wiederholt werden. Die Stationen Halle, Berlin, Stuttgart und Bonn bildeten den äußeren Rahmen für die Entwicklung einer vielseitigen Forscherpersönlichkeit, die wegweisende Anstöße zur Physiologie des Winterschlafes und zur Erforschung der Fledermauswanderungen gegeben hat.

Eine Reise auf einem Bananendampfer nach Kamerun schlug 1938 ein neues Kapitel für Martin Eisentraut auf. Die tropische Vielfalt und die Fülle an wissenschaftlichen Problemen faszinierten ihn und wurden bis heute zum Leitmotiv seiner Forschungsarbeit. 6 weitere Reisen führten ihn 1954, 1957/58, 1962/63, 1966/67 und 1973 nach Fernando Poo (Bioko) und in verschiedene Regionen Kameruns. Mit sicherem Blick und etwas Glück wählte er sich eine geographische Region, in der Geologie, Vegetation und Fauna eine Chronik der jüngeren Erdgeschichte zu erzählen vermögen: ein Glücksfall für die Evolutionsforschung.

Die auf monatelangen Expeditionen mit verschiedenen Reisebegleitern und Präparatoren zusammengebrachten Sammlungen bildeten das Arbeitsmaterial für viele Publikationen, von denen hier nur drei wichtige Synthesen erwähnt seien (Eisentraut 1963, 1970, 1973). An der Bearbeitung der neuen Aufsammlungen wirkten bedeutende Fachleute seiner Zeit mit. Viele neue Taxa wurden dabei entdeckt und beschrieben, und das vorliegende Heft zeigt, daß diese Auswertungsarbeit noch lange nicht abgeschlossen ist. Es zeigt auch, daß nur die sorgfältige systematische Arbeit Daten liefert, mit denen eine sinnvolle Gesamtanalyse möglich ist.

Fünf der sieben Kamerun-Reisen machte Martin Eisentraut als amtierender Direktor des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig in Bonn. Er setzte damit einen bereits bestehenden Schwerpunkt wissenschaftlicher Arbeit in Afrika sinnvoll fort und gab dem Institut neue Impulse. Seit dem offiziellen Ruhestand im Jahre 1977 wohnt und arbeitet er in einem Häuschen im Museumspark und beschäftigt sich mit der Aufarbeitung seiner Reisen, aber auch mit der Tagespolitk; seine früheren Mitarbeiter und Kollegen finden in ihm noch heute einen interessierten und engagierten Gesprächspartner. Sie übermitteln hiermit Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut die herzlichsten Glückwünsche zur Vollendung seines 90. Lebensjahres am 21. Oktober 1992.

On vertebrates of Cameroon and adjacent regions: contributions in honour of Martin Eisentraut

The autors of the present issue dedicate their contributions to a revered colleague whose research in Cameroon constitutes a major foundation for the understanding of the systematics, evolution and biogeography of the vertebrate fauna of this part of Africa. In this line, their contributions focus on the same region.

Martin Eisentraut's professional career with its successive stations Halle, Berlin, Stuttgart, and Bonn has been outlined elsewhere. His seminal studies on the physiology of hibernation and on migration in bats bear testimony to a versatile researcher personality.

In 1938, a journey to Cameroon on a banana steamer opened a new chapter for Martin Eisentraut. He was fascinated by the diversity of life in the tropics and the many scientific problems it poses. Up to today, this fascination has remained the main impetus for his research activities. In 1954, 1957/58, 1962/63, 1966/67 and 1973 he undertook six other journeys to Fernando Poo (Bioko) and various parts of Cameroon, together with other researchers and preparators. With the right mixture of scientific approach and good luck he had chosen a geographical region in which geology, flora and fauna reflect the historical changes of the landscape since the ice-ages in a unique way.

The material brought home from these expeditions was the basis for several major publications, simply to mention Eisentraut (1963, 1970, 1973). Many contemporary colleagues assisted in determining the material. In the course of these studies many new taxa were discovered and technically described. The present issue documents that this task is not over even today. It is clear again that only careful systematic studies provide the data on which to base a meaningful comprehensive analysis.

Martin Eisentraut went on five of his seven Cameroon expeditions while he held the office of director of the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn. In doing so, he continued an already existing emphasis of research in Africa and at the same time provided new stimuli. Since his official retirement in 1977 he lives in a house in the park of the museum, working up his journeys but also still very much interested in politics. His former staff members and colleagues go on enjoying his company as an interested and committed conservation partner. With this issue they would like to convey their sincere congratulations and best wishes on the occasion of the 90th birthday of Prof. Dr. Martin Eisentraut.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg & Berlin. — Eisentraut, M. (1970): Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau in Wissenschaft und Technik 70: 70—75. — Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428 + 5 pls.

R. Hutterer

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 355—365	Bonn, Oktober 1992

Taxonomic review of *Miniopterus minor* Peters, 1867 (Mammalia: Chiroptera) from western central Africa

J. Juste & C. Ibáñez

Abstract. Western populations of *M. minor* from São Tomé Island, Zaire and the Republic of Congo are compared to one another and with the known eastern subspecies, using either quantitative and qualitative parameters. The analyses confirm the subspecific character of both the São Tomé population (described as *M. newtoni* Bocage, 1893) and the western continental population, distinguished by cranial relationships and qualitative characters from the other known populations and hereby described as a new subspecies. In addition, a neotype for *newtoni* is designated.

Key words. Mammalia, Chiroptera, *Miniopterus minor*, São Tomé, Western Central Africa, taxonomy.

Introduction

The genus *Miniopterus* is characterized by a remarkable morphological uniformity among species (Dobson 1878) throughout its wide distribution in the Old World. This made a classification of all the different forms difficult. Unlike the Asian *Miniopterus*, which were recently reviewed (Peterson 1981, Maeda 1982), the African species lack a thorough re-examination through comparative analysis with modern quantitative techniques, probably due to the scarce material available in collections.

Currently, out of the twelve species referred to by Allen (1939) for Africa, just four are considered to be valid (Hayman & Hill 1971). Two of them are of big size, *M. schreibersi* Kuhl, 1819 and *M. inflatus* Thomas, 1903. The former occurs throughout the continent except for the Saharian Belt (Koopman 1975); the latter is more restricted to Equatorial Africa. The two others, *M. fraterculus* Thomas & Schwann, 1906 and *M. minor* Peters, 1867 are smaller, and some authors have considered them as conspecific (Aellen & Brosset 1968), even though they were later set apart due to differences in cranial proportions. *M. fraterculus* occupies a strip on the southeast side of the continent, from Transvaal to southern Malawi (Hayman & Hill 1971, Happold et al. 1987).

In terms of its smaller size, *Miniopterus minor* was described in comparison to *M. schreibersi*; the type specimen came from the coast opposite to Zanzibar (Tanzania). The species shows an unclear distribution in two areas, one on the east side of the continent and one on the west, both separated by a remarkable distance (Fig. 1). There are three known populations in Eastern Africa, one in the south of Kenya and Tanzania (Aggundey & Schlitter 1984), another in Madagascar, and the last in the Archipelago of Comoro. The taxonomic status of these populations was reviewed by Harrison (1959), who differentiated, apart from the nominal continental subspecies, the endemic *M. m. manavi* Thomas, 1906 in Madagascar, and described a new subspecies, *M. m. griveaudi*, for Grande Comore Island.

In West Africa, two populations attributed to this species are known. The first one cited was from São Tomé Island, which Bocage (1889, 1903) described as *M. newtoni*, separating it from eastern forms on the basis of bibliographic descriptions, according to the different distribution of fur on the uropatagium. In 1979 all specimens examined by Bocage, including the type, were lost in a fire at the Lisbon Museum.

The other western population is found on the lower course of the Zaire River, from where Hayman (1954) mentioned three specimens and attributed them to the eastern coast's nominal form. More recently, Aellen & Brosset (1968) provided measurements of new specimens from several caves in the south of the Congo Republic. These authors considered the population from the western coast as part of *newtoni*, which they included in *minor* because of the similarities between external measurements of these specimens and those referred to by Bocage from São Tomé.

As new material has been obtained on São Tomé Island, the aim of this paper is to review the taxonomic status of the western populations of *M. minor*. New data are provided, based on the first comparative study of western and eastern subspecies, combining multivariate and univariate statistical analyses with a traditional study of the morphological characteristics.

Material and Methods

A total of 125 *M. minor* specimens from the following institutions were examined. Estación Biológica de Doñana, Sevilla, Spain (EBD); British Museum of Natural History, London, England (BMNH); Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, England (HZM); Museum d'Histoire Naturelle, Geneve, Switzerland (MHNG) and Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium (MRAC). All specimens were considered adults according to morphological features.

Quantitative analysis:

Variables measured and their abbreviations are as follows: body weight (W), total length (TL), tail length (TAL), forearm (FA), third digit metacarpal (IIIMC), first phalanx (IIIF1), second phalanx (IIIF2), fourth metacarpal (IVMC), first phalanx (IVF1), second phalanx (IVF2), fifth metacarpal (VMC), first phalanx (VF1), second phalanx (VF2), greatest skull length (GSL), condyle-incisive length (CBL), condyle-canine length (CCL), palatal length (PL), mastoid breadth (MB), braincase breadth (BCB), zygomatic breadth (ZB), interorbital breadth (IOB), rostrum breadth (RB), length of toothrow (I^1-M^3), length of toothrow (C^1-M^3), length of chewing toothrow (P^4-M^3), breadth across upper canines (C^1-C^1), breadth across molars (M^3-M^3), mandible length (ML), mandibular toothrow length (I-M_3).

The cranial variables were measured according to Maeda (1982), adding RB according to Peterson (1981), and PL as the minimum distance between the rear and the fore edges of palate. Every measurement was taken by the senior author using a magnifying glass and through digital caliper (Brown and Shape no 599-571-3) connected to a personal computer, with 0.1 mm precision.

The normality of the variables' values distribution for each sex was tested through Kolgomorov's test in representative populations. For the following statistical analysis the pack BMPD (Dixon 1987) was used. ANOVAS carried out for each external variable among sufficiently represented populations (São Tomé and Madagascar) pointed out the absence of significant differences between sexes for any variable. Nevertheless, in cranial (carried out only on the São Tomé population) differences between sexes for C^1-C^1 ($p < 0.001$) and GSL, CCL and C-M^3 variables (all of them $p < 0.05$) were shown to be significant, a similar result to that obtained through other studies on *Miniopterus* (Maeda 1982, 1983, 1984).

Once these variables were eliminated, MANOVAS (Hotelling's T-square) confirmed at a multivariate level the absence of significant differences between sexes ($F = 0.96$; $DF = 12$;

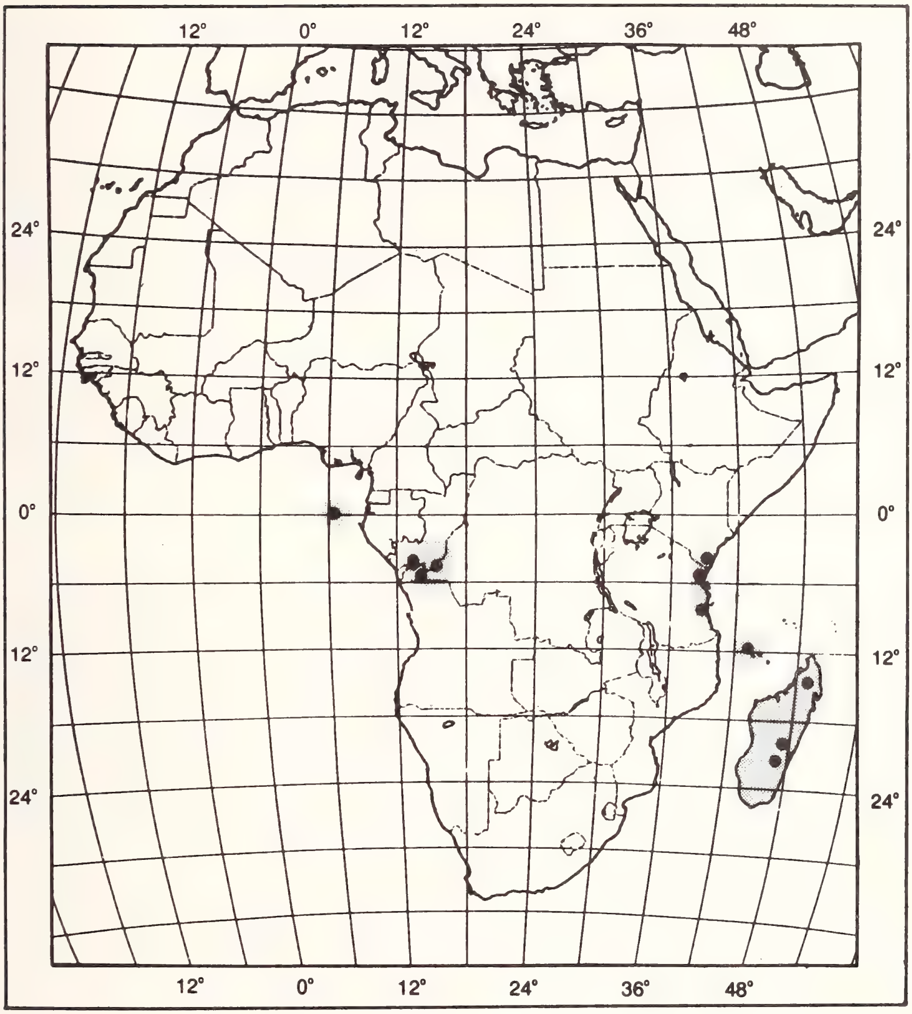


Fig. 1: Current known geographic distribution of *Miniopterus minor* (hatched areas) and locations of specimens examined (dots).

P = 0.512) due to possible interactions between the other cranial variables (Willig et al. 1986, Willig & Owen 1987). Thus, the absence of perceptible sexual dimorphism within the species for the variables considered was accepted, sexes being grouped together for each population.

In multivariate analysis, from each of the variables set (external and cranial), those offering most precise measurements were selected, trying to minimize any possible correlation between them and maximizing the size of samples (Wilson et al. 1991). From the external ones only wing variables were used, except from IIIF2; and from cranials, CBL, MTB, IOB, I-M^3, P^4-M^3, M^3-M^3, and I-M_3 were used.

Once the consistency of grouping together the different geographic populations (Congo and Zaire on one side, Kenya and Tanzania on the other) was confirmed through the axis of principal components analysis, comparative groups included the four sub-species currently accepted (considering as *newtoni* only the population from São Tomé) and the populations from Congo and Zaire.

Through canonic discriminant analysis (CDA), differences among groups within the area determined through canonic variables were analyzed, and through discriminant function analysis (DFA), the lineal combination of original variables with the highest discriminating capability were determined. The percentage of correct categorizing has been calculated and the consistency of analysis was tested (jack-knife method) (Williams 1983, Williams & Titus 1988).

Concerning univariate analysis, the significance of differences in selected variables and relations between cranial variables with a systematic use within the group (Harrison 1953, Aellen 1957, Peterson 1981, Maeda 1982) was tested through ANOVAS. Significance between groups was analyzed through Tukey's range test.

Qualitative analysis:
Comparisons on the colour of specimens' fur (including holotypes) from different populations were carried out. The presence and distribution of fur on the uropatagium was also studied and compared, characteristics which have traditionally been used in order to differentiate the various subspecies, as well as possible variations in general cranial morphology.

Results

Quantitative analysis:
For the eight wing variables, the DFA carried out geographically grouping together the populations results in a correct classification of just 63.3 % of cases, populations overlapping in CDA representation. Concerning cranial variables, the DFA correctly classifies 90.3 % of cases; this percentage is maintained, slightly lower, after the jack-knife procedure (84.7 %). The group of individuals from Congo and Zaire stands out, since it is correctly classified in 100 % of cases (Table 1). CDA separates, within the area determined by the two former canonic variables, the populations from Madagascar and Comoro on the one hand and *minor* and *newtoni* on the other. The western continental one remains between the latter ones (Fig. 2).

Eliminating the populations from Madagascar and Comoro, not fairly represented, and considering as to the analysis only *minor*, *newtoni* and the western continental population, the percentage of DFA global classification increases to 92.2 %

Table 1: Classifications in the percentage of specimens to subspecies according to discriminant functions (FDAs), considering all the subspecies (above), and only three of them (bottom). Within parentheses, the same percentage after jack-knife procedure and within brackets the number of individuals considered in the analyses.

		newtoni	*occidentalis*	*minor*	*manavi*	*griveaudi*
M. m. newtoni	[43]	93.0 (90.7)	7.0 (7.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (2.3)
M. m. occidentalis	[10]	0.0 (0.0)	100 (90.0)	0.0 (10.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)
M. m. minor	[11]	9.1 (9.1)	9.1 (9.1)	81.8 (81.8)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)
M. m. manavi	[5]	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	80.0 (80.0)	20.0 (20.0)
M. m. griveaudi	[3]	0.0 (66.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	33.3 (33.3)	67.7 (0.0)
M. m. newtoni	[43]	93.0 (93.0)	7.0 (7.0)	0.0 (0.0)		
M. m. occidentalis	[10]	0.0 (20.0)	100 (70.0)	0.0 (10.0)		
M. m. minor	[11]	9.1 (9.1)	9.1 (9.1)	81.8 (81.8)		

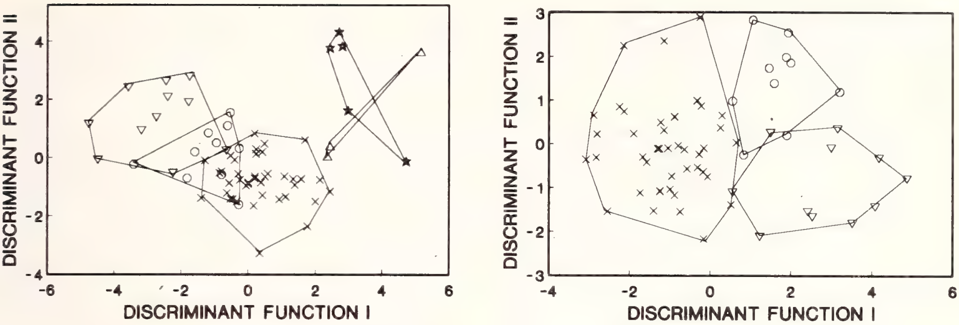


Fig. 2: Plots of the canonic discriminant analysis among *Miniopterus minor* populations. Considering all the subspecies (left) and considering São Tomé and continental ones only (right). Inverted triangles, *M. m. minor*; circles, *M. m. occidentalis*; crosses, *M. m. newtoni*; triangles, *M. m. griveaudi*; stars, *M. m. manavi.*

(87.5 % after the jack-knife procedure), the western continental population still being identified in 100 % of cases (Table 1). CDA representation clearly separates *minor*, *newtoni* and Zaire and Congo population individuals.

At the univariate level concerning wing variables, *minor* population is markedly larger than the others, while *newtoni* and the western continental population are not significantly different, even though the former shows higher values. At the cranial level, *minor* keeps showing higher values than the other populations, while the western continental population is significantly distinguished from *newtoni* on the basis of higher values for BCB and, nevertheless, lower values for M^3-M^3 and ML, with significant BCB/CBL variations in cranial relations as well (Table 2).

Qualitative analysis:

Differences in the various forms are perceived regarding the monocolour dorsal and biocolour ventral colouration, as they remain reasonably homogeneous within each population. There are two different phases in both *newtoni* and *manavi*, not related to sex and not found in the other populations, although they have also been described for *minor* (McWilliam 1988). Specimens from Congo and Zaire cannot be discerned from one another, and their deep brown colour, much lighter than in *newtoni*, differentiates them. Through the different comparisons, specimens from São Tomé have always been remarkable due to their darker and deeper colour in both phases, compared to the other populations. The nominal form shows a distinctive grayish shade which differs from the reddish-brown *manavi* and *griveaudi* (holotypes BMNH 97.9.37, and BMNH 67.12.31, respectively).

The distribution of fur on the wing uropatagium is variable and scarcely definite in the several populations, whereas the permanent existence of a thin hairy covering on the uropatagium is remarkable for Madagascar and western continental populations, including specimens from Zaire as well as from Congo (e. g. MRAC 18016 and MHNG 1074.13). This fur spreads throughout the interfemoral area of the uro-

Table 2: Means and standard deviations for selected external and cranial measurements, and cranial ratios of *Miniopterus minor* from the five subspecies studied. Values in the same row with the same superscript letter are not significantly different (ANOVA, Tukey multiple range test, $p < 0.05$).

	M. m. *newtoni*	*M. m.* *occidentalis*	*M. m.* *minor*	*M. m.* *griveaudi*	*M. m.* *manavi*
			External		
	(n* = 48−49)	(n = 10−11)	(n = 31)	(n = 3)	(n = 17)
FA	39.0 ± 0.66^{b}	38.2 ± 0.74^{b}	39.8 ± 0.65^{c}	35.9 ± 1.80^{a}	37.0 ± 1.03^{a}
IIIMC	34.4 ± 0.71^{b}	33.7 ± 0.74^{ab}	35.4 ± 0.84^{c}	32.9 ± 2.02^{a}	33.3 ± 0.74^{a}
IIIF1	9.2 ± 0.41^{a}	9.2 ± 0.37^{a}	9.4 ± 0.98^{a}	9.3 ± 0.20^{a}	9.2 ± 0.66^{a}
IVMC	33.1 ± 0.74^{a}	32.5 ± 0.76^{a}	34.4 ± 0.89^{a}	31.8 ± 1.95^{b}	32.3 ± 0.82^{a}
IVF1	7.2 ± 0.33^{a}	7.2 ± 0.27^{a}	7.2 ± 0.36^{a}	6.9 ± 0.36^{a}	7.1 ± 0.75^{a}
IVF2	14.1 ± 0.64^{a}	14.5 ± 0.68^{ab}	15.1 ± 0.69^{b}	13.7 ± 0.51^{a}	13.9 ± 1.15^{a}
VMC	30.2 ± 0.63^{a}	30.1 ± 0.67^{a}	31.4 ± 0.76^{b}	29.3 ± 1.97^{a}	29.9 ± 0.85^{a}
VF1	7.5 ± 0.27^{ac}	7.6 ± 0.23^{ac}	7.7 ± 0.42^{c}	7.0 ± 0.26^{a}	7.0 ± 0.55^{ab}
VF2	7.2 ± 0.67^{c}	6.6 ± 0.64^{ab}	6.8 ± 0.37^{b}	5.8 ± 0.92^{a}	6.6 ± 0.40^{ab}
			Cranial		
	(n = 38−43)	(n = 7−11)	(n = 9−11)	(n = 2−3)	(n = 5−14)
CBL	13.3 ± 0.25^{a}	13.1 ± 0.16^{a}	13.6 ± 0.22^{b}	13.2 ± 0.35^{a}	13.2 ± 0.20^{a}
PL	5.0 ± 0.15^{a}	5.2 ± 0.16^{bc}	5.4 ± 0.17^{c}	5.5 ± 0.20^{c}	5.2 ± 0.10^{ab}
MB	7.5 ± 0.14^{b}	7.5 ± 0.12^{b}	7.8 ± 0.14^{c}	7.1 ± 0.21^{a}	7.2 ± 0.09^{a}
BCB	7.0 ± 0.13^{b}	7.1 ± 0.06^{c}	7.3 ± 0.12^{d}	6.6 ± 0.14^{a}	6.7 ± 0.11^{a}
ZB	7.5 ± 0.12^{b}	7.5 ± 0.14^{bc}	7.7 ± 0.14^{c}	6.9 ± 0.07^{a}	7.2 ± 0.12^{a}
IOB	3.5 ± 0.09^{c}	3.5 ± 0.08^{c}	3.5 ± 0.09^{c}	3.3 ± 0.21^{b}	3.2 ± 0.09^{a}
RB	4.5 ± 0.21^{b}	4.5 ± 0.17^{b}	4.0 ± 0.43^{a}	4.4 ± 0.10^{b}	4.4 ± 0.14^{b}
I-M^{3}	6.3 ± 0.09^{a}	6.2 ± 0.13^{a}	6.4 ± 0.08^{b}	6.3 ± 0.26^{ab}	6.2 ± 0.09^{a}
P^{4}-M^{3}	3.8 ± 0.11^{a}	3.7 ± 0.13^{a}	3.9 ± 0.14^{b}	3.6 ± 0.20^{a}	3.8 ± 0.11^{a}
M^{3}-M^{3}	5.7 ± 0.13^{c}	5.5 ± 0.14^{b}	5.7 ± 0.12^{c}	5.3 ± 0.10^{ab}	5.3 ± 0.17^{a}
ML	10.0 ± 0.28^{b}	9.7 ± 0.22^{a}	10.3 ± 0.28^{c}	10.2 ± 0.42^{bc}	10.1 ± 0.17^{bc}
I-M$_{3}$	6.5 ± 0.13^{a}	6.5 ± 0.11^{a}	6.7 ± 0.09^{b}	6.4 ± 0.21^{a}	6.5 ± 0.16^{a}
			Cranial Ratios		
	(n = 43)	(n = 11)	(n = 11)	(n = 2−3)	(n = 6−8)
BCB/RB	1.56 ± 0.070^{a}	1.58 ± 0.058^{a}	1.85 ± 0.186^{b}	1.48 ± 0.008^{a}	1.57 ± 0.048^{a}
M^{3}-M^{3}/LCB	0.43 ± 0.007^{d}	0.42 ± 0.010^{cd}	0.42 ± 0.010^{bc}	0.40 ± 0.015^{ab}	0.40 ± 0.014^{a}
BCB/LCB	0.52 ± 0.009^{b}	0.54 ± 0.007^{c}	0.54 ± 0.013^{c}	0.50 ± 0.018^{a}	0.51 ± 0.007^{a}

* Reported as a range in cases where data are missing for some values.

patagium dorsal surface and along the first two vertebrae as an elongation of dorsal fur, and lacks in the other populations.

With regard to cranial morphology, the Madagascar and Comoro populations are differentiated from the other forms in the skull's general appearance, which is narrower. Concerning the dental morphology no differences can be perceived.

Discussion

At the level of external characters, these analyses do not show differences between the various populations. The whole genus has repeatedly shown this poor morphological variation at this level (Dobson 1878, Hayman & Hill 1971, Maeda 1982).

At the cranial level, DFAs represent the different populations in a way consistent with their geographic distribution. Particularly in the eastern insular populations which are more clearly differentiated there is hardly any overlap in CDA representation.

At the univariate level, differences are very subtle and measurement ranks on the various populations do overlap. As in many oriental species of the genus (Maeda 1982), proportions and relations between them define the differences and, for this particular case, are identified through discriminant analysis. In fact, with regard to cranial relations, *M. minor* tends to show a significantly lower interorbital breadth compared to *newtoni* and to the western continental population, whereas the latter as well as *minor* show proportionally a wider cranium as compared with *newtoni* (Table 2).

The clinal variation of colour in some widely distributed African *Miniopterus* may cause some confusion as far as the taxonomic use of this feature is concerned (Etemad 1967). Nevertheless in the case of *M. minor* it seems to be useful in order to characterize the various populations, as they are non-continuous and relatively homogeneous.

The existence of a hairy covering on uropatagium, a feature Harrison (1959) pointed out in order to distinguish *manavi* from *griveaudi*, is also useful to characterize Zaire and Congo populations with regard to *newtoni*, as the latter's uropatagium remains bold in all observed individuals. The spreading of down throughout the wing membrane, a feature used to diagnose *minor* (Dobson 1878) and *newtoni* (Bocage 1889), has nevertheless been of little utility.

Combining quantitative and qualitative characteristics allows us to differentiate, within the *M. minor* western populations, the insular population described by Bocage from São Tomé (currently without a type), from those of Zaire and Congo, and both on a subspecific level from the nominal form. Thus, the following taxonomic classification is proposed:

Miniopterus minor newtoni Bocage, 1889

Miniopterus newtoni Bocage, 1889, J. Sci. Math. Nat. Hist. (2) 1: 198—199.
Miniopterus minor newtoni: Aellen & Brosset, 1968, Rev. Suisse Zool. 75: 455—458 (in part, São Tomé).

Neotype: EBD 17. 350 adult male (in alcohol, with skull extracted). Collected 4 April 1988 by Javier Juste and Carlos Ibáñez, from Santa Catarina, São Tomé Island (0° 16’ N, 6° 29’ E), Republic of São Tomé and Príncipe, in a cave near the seashore.

Diagnosis: Bright dark blackish brown or deep reddish brown fur. Hairless uropatagium and skull with the braincase proportionally narrow.

Distribution: Known only in São Tomé Island where it has been found to be common at sea level (Agua y Zé and Santa Catarina) as well as in locations above 1300 m (Morro Palmira) and in non-altered forest as well as in anthropic environments (cocoa plantations).

Neotype measurements (mm and g): Body measurements: W: 5; FA: 39.0; TL: 96.0; TAL: 45.0; IIIMC: 34.6; IIIF1: 9.7; IIIF2: 31.7; IVMC: 33.1; IVF1: 7.4; IVF2: 14.1; VMC: 31.0; VF1: 7.4; VF2: 7.7. GSL: 14.2; CBL: 13.4; CCL: 12.7; PL: 5.1; MB: 7.6; BCB: 7.1; IOB 3.6; RB: 4.4; P^4-M^3: 3.8; C-M^3: 5.3; IM^3: 6.3; C^1-C^1: 3.9; M^3-M^3: 5.7; ML: 10.4; C-M_3: 5.5; I-M_3: 6.4.

Remarks: To the original description of Bocage (1889) we must add that *M. m. newtoni* presents a general skull shape similar to that of the nominal subspecies but somewhat smaller and with the braincase proportionally narrower. It shows no sign of sagittal crest, but the lambdoid crests are relatively well marked.

Miniopterus minor occidentalis ssp. n.

Miniopterus minor Hayman, 1954, Rev. Zool. Bot. Afr. 50: 294.
Miniopterus minor newtoni: Aellen & Brosset, 1968, Rev. Suisse Zool. 75: 455—458 (in part, Republic of Congo).

Holotype: MHNG 1074.13 adult female (in alcohol, with skull extracted). Collected 1 July 1961, from Meya-Nzouari Cave, Koilou (3 ° 53' S, 14 ° 31' E), Republic of Congo, by M. Tauff-lieb.

Diagnosis: Deep brown fur. Uropatagium covered with thin fur on the proximal half of the dorsal side. Skull smaller than that of the nominal subspecies, with a proportionally wide braincase.

Description: The body is deep brown on the back and with a similar but more grayish colour on the abdomen which is, due to the light shade of ventral down ends, bicoloured. The uropatagium, deep brown, is covered on its proximal half with a down layer, an elongation of the dorsal down. The skull is clearly smaller than those of the nominal subspecies and slightly smaller than in *M. m. newtoni*, but with regard to this, it presents a wider and bulkier braincase.

Distribution: It is spread throughout a restricted area from the south of Congo to Zaire along both sides of lower course of Zaire River, apparently not reaching the coast.

Holotype measurements (mm): FA: 38.2; IIIMC: 34.0; IIIF1: 8.5; IIIF2: 30.1; IVMC: 32.3; IVF1: 6.8; IVF2: 14.4; VMC: 30.0; VF1: 7.4; VF2: 7.1. GSL: 13.8; CBL: 13.1; CCL: 12.4; PL: 5.2; MB: 7.5; BCB: 7.1; ZB: 7.5; IOB: 3.5; RB: 4.5; P^4-M^3: 3.7; C-M^3: 5.2; I-M^3: 6.2; C^1-C^1: 3.7; M^3-M^3: 5.5; ML: 9.6; C-M_3: 5.6; I-M_3: 6.5.

Remarks: *M. minor occidentalis* clearly shows the greatest affinity with the closest western subspecies *M. m. newtoni*, linking this with the other continental subspecies, *minor*. Further, both eastern insular forms (*manavi* and *griveaudi*) form a group neatly differentiated regarding their smaller size and their different cranial morphology, very close to one another; but the lack of more extensive representative material does not permit a conclusive comparative study at a quantitative level. Accepting in *Miniopterus* the general tendency to develop and widen the braincase (Peterson 1981), the eastern insular forms would constitute the most primitive forms, while the *minor* nominal would have drifted more than any other in this direction.

Biogeographical considerations: For African equatorial bats, apart from a sole attempt (Kingdon 1978), no global biogeographic analysis has been carried out, as has been done on birds (Moreau 1966, Diamond & Hamilton 1980, Pomeroy & Ssekabiira 1990) or other groups of mammals (Grubb 1978, 1982, Colyn et al. 1991) and to which the current distribution of *Miniopterus minor* could be compared.

Differences between the various populations of this species, even though subtle due to the conservative morphology of *Miniopterus* indicate a genetic isolation between them, as does the disjunct distribution actually shown (Fig. 1). This kind of distribution would be due to ecological reasons related to a long-distance colonization or, alternatively, to historical reasons, particularly probable when the distribution of the species is consistent with the habitat it occupies (Diamond & Hamilton 1980). Not much is known about the optimal environment for *M. minor*. The insular forms *manavi* and *newtoni* seem to occupy different habitats in Madagascar (Dorst 1947) and São Tomé along altitudinal gradients. With regard to continental forms, all sites actually known for *occidentalis* are located in wooded savannas (Bergmans 1979) while *minor* occupies coastal savannas. Both vegetation types, included within moist savanna (Kingdon 1990), are located on the lower border of the equatorial wet rain forest and their distribution, currently non-continuous, must have changed particularly during the climatic fluctuations in the late Pleistocene (Bonnefille et al.

1990). The spread of this vegetation type might have favoured the expansion of this and other species (*Triaenops* sp., *Rinolophus* sp.), which are considered to be characteristically oriental (Allen & Brosset 1968). During this expanding period, *Miniopterus minor* may well have reached São Tomé Island. The distance to the mainland and the size of the island changed remarkably during climatic pulsations (Juste & Ibáñez, in press), and its colonisation would have been possible without human aid, as has been suggested (Feiler 1988). A later withdrawal and fragmentation of this vegetation formation may have isolated the different populations.

The thinly haired uropatagium shown in Madagascar and the Zaire River populations may suggest a vicariant origin of the present distribution of *Miniopterus minor.* Nevertheless, a deeper knowledge of the biology and distribution of this species is needed in order to attempt the reconstruction of its past.

Specimens examined: *Miniopterus minor newtoni*, total 50, all from São Tomé Island. Unknown locality, 3 ♂, 1? (BMNH); Agua y Zé, 1 ♂, 4 ♀ (EBD). Monte Café, 1 ♂ (EBD). Ribeira Peixe, 1 ♂, 1 ♀ (EBD). Rio d'Ouro, 1 ♀ (EBD). Santa Catarina, 18 ♂, 19 ♀ (EBD). *Miniopterus minor occidentalis*, total 11. Zaire: Kinshasa, 1? (MNRAC). Thysville, 1 ♂, 1? (MNRAC) and 1 ♂ (BMNH). Republic of Congo: Koilou, 5 ♂, 2 ♀ (MHNG). *Miniopterus minor minor*, total 31. Kenya: Mombasa, 1 ♂, 8 ♀ (MHNG). Tanzania: Tanga, 1 ♂ (HZM), 20? (BMNH). Miteja, 1 ♀ (HZM). *Miniopterus minor manavi*, total 30 from Madagascar (BMNH). Unknown locality, 5?. Angavokely, 1 ♀. Ankarana, 7 ♂, 5 ♀. Bealanana, 1 ♂, 5?. Loharindra, 3 ♀. Imasindrary, 1 ♂ (holotype). Vinanitelo, 1 ♂, 1 ♀. *Miniopterus minor griveaudi*, total 3 from Comoro Islands. Grande Comore, 1 ♂, 1 ♀ (HZM) and 1 ♀ (BMNH) (holotype).

Acknowledgements

Jose Luis Xavier Mendes from the Veterinary Service of the Republic of São Tomé has friendly considerations toward us; Ms P. Jenkins (British Museum Natural History) kindly allowed us to study specimens in her care. D. L. Harrison made pleasant our visit to the Harrison Zoological Museum and A. Keller (Museum d'Historie Naturelle, Geneve) and W. Van Neer (Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren) kindly and patiently lent us specimens from their institutions. Ina Fisher encouraged this work and E. Collado provided statistical advice. The work was supported by the OCGE, at present Instituto de Cooperación para el Desarollo (ICD) of the Spanish Ministerio de Asuntos Exteriores.

Zusammenfassung

Die westlichen Populationen der Fledermaus *Miniopterus minor* von der Insel São Tomé, aus Zaire und der Republik Congo wurden miteinander und mit der ostafrikanischen Unterart verglichen, wofür quantitative wie auch qualitative Charakteristika angewendet wurden. Die Analyse bestätigt den Unterartstatus der Population von São Tomé (als *M. newtoni* Bocage, 1893 beschrieben) und vom westlichen Kontinent. Letztere unterscheidet sich von den anderen bekannten Populationen durch Schädelproportionen und qualitative Eigenschaften und wird somit als eine neue Unterart beschrieben.

References

Aellen, V. (1957): Les chiroptères africains du Musée Zoologique de Strasbourg. — Revue suisse Zool. 64: 189—214.

Aellen, V. & A. Brosset (1968): Chiroptères du sud du Congo (Brazzaville). — Revue suisse Zool. 75: 435—458.

Aggundey, I. R. & D. A. Schlitter (1984): Annotated checklist of the mammals of Kenya. I. Chiroptera. — Ann. Carnegie Mus. 53: 119—161.

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 83: 1—763.

Bergmans, W. (1979): Taxonomy and biogeography of African fruit bats of the People's Republic of Congo, with notes on their reproductive biology (Mammalia, Megachiroptera). — Bijdr. Dierk. 48: 161—186.

Bocage, Barboza du, J. V. (1889): Chiroptères d l'île St. Thomé. — J. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa 2 (1): 197—199.

Bocage, Barboza du, J. V. (1903): Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinee. I. Ile de Fernao do Po. II. Ile de Príncipe. III. Ile de Annobón. — J. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa 2 (7): 25—59.

Bonnefille, R., J. C. Roeland & J. Guiot (1990): Temperature and rainfall estimates for the past 40,000 years in equatorial Africa. — Nature 346: 347—349.

Colyn, M., A. Gauthier-Hion & W. Verheyen (1991): A re-appraisal of paleoenvironmental history in central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. — J. Biogeogr. 18: 403—407.

Diamond, A. W. & A. C. Hamilton (1980): The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. — J. Zool. Lond. 191: 379—402.

Dixon, W. J. (1987): BMDP statistical software. — Univ. California, Los Angeles.

Dobson, G. E. (1878): Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. — British Museum, London.

Dorst, J. (1947): Les chauves-souris de la faune malgache. — Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 19: 306—313.

Etemad, E. (1967): Notes on bats from Iran. — Mammalia 31: 275—280.

Feiler, A. (1988): Die Säugetiere der Inseln im Golf von Guinea und ihre Beziehungen zur Säugetierfauna des westafrikanischen Festlandes. — Zool. Abh. st. Mus. Tierkd. Dresden 44: 83—88.

Grubb, P. (1978): Patterns of speciation in African mammals. — Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 6: 152—167.

Grubb, P. (1982): Refuges and dispersal in the speciation of African forest mammals. — In: Prance, G. T.: Biological diversification in the tropics, 537—553. Columbia Univ. Press, New York.

Happold, D. C., M. Happold & J. E. Hill (1987): The bats of Malawi. — Mammalia 51: 337—414.

Harrison, D. L. (1953): Some systematic notes on the long-fingered bats of the genus *Miniopterus* Bonaparte occurring in South Africa and Madagascar. — Durban Mus. Novit. 4: 65—75.

Harrison, D. L. (1959): A new subspecies of lesser long-winged bat *Miniopterus minor* Peters, 1867, from the Comoro islands. — Durban Mus. Novit. 5: 191—196.

Hayman, R. W. (1954): Notes on some African bats, mainly from the Belgian Congo. — Revue Zool. Bot. afr. 50: 277—295.

Hayman, R. W. & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera. — In: Meester, J. & H. W. Setzer: The mammals of Africa. An identification manual, 1—73. Smithsonian Inst. Press, Washington.

Juste, J. & C. Ibáñez (in press): Geographic variation and taxonomy of *Rousettus aegyptiacus* (Mammalia: Megachiroptera) in the islands of the Gulf of Guinea. — Zool. J. Linn. Soc.

Kingdon, J. (1978): African bats in the context of forest-savanna interaction. — In: Olembo, R. J., J. B. Castelino & F. A. Mutere: Proc. Fourth Int. Bat Res. Conf., 189—198. Kenya Literature Bureau, Nairobi.

Kingdon, J. (1990): Island Africa: The evolution of Africa's rare animals and plants. — Collins, London.

Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 154: 355—443.

Maeda, K. (1982): Studies on the classification of *Miniopterus* in Eurasia, Australia and Melanesia. — Honyurui Kagaku (Mammalian Science) 1: 1—176.

Maeda, K. (1983): Geographic and sexual variations of taxonomical characters in *Miniopterus macrodens* Maeda 1982, and *M. magnater* Sanborn, 1931, — J. Mamm. Soc. Jap. 9: 291—301.
Maeda, K. (1984): Geographic and sexual variations of the external and skull characters in bats of the *Miniopterus australis* group. — J. Mamm. Soc. Jap. 10: 9—33.
McWilliam, A. N. (1988): The reproductive cycle of male long-fingered bats, *Miniopterus minor* (Chiroptera: Vespertilionidae), in a seasonal environment of the African tropics. — J. Zool. Lond. 216: 119—129.
Moreau, R. E. (1966): The birds faunas of Africa and its islands. — Academic Press. London, and New York.
Peterson, R. L. (1981): Systematic variation in the *tristis* group of the bent-winged bats of the genus *Miniopterus* (Chiroptera: Vespertilionidae). — Can. J. Zool. 59: 828—843.
Pomeroy, D. & D. Ssekabiira (1990): An analysis of the distribution of terrestrial birds in Africa. — Afr. J. Ecol. 28: 1—13.
Williams, B. K. (1983): Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. — Ecology 64: 1283—1291.
Williams, B. K. & K. Titus (1988): Assessment of sampling stability in ecological applications of discriminant analysis. — Ecology 69: 1275—1285.
Willig, M. R. & R. D. Owen (1987): Univariate analyses of morphometric variation do not emulate the results of multivariate analyses. — Syst. Zool. 36: 398—400.
Willig, M. R., R. D. Owen & R. R. Colbert (1986): Assessment of morphometric variation in natural populations: the inadequacy of the univariate approach. — Syst. Zool. 35: 195—203.
Wilson, D. E., M. A. Bogan, R. L. Jr. Brownel, A. M. Burdin & M. K. Maminov (1991): Geographic variation in sea otters, *Enhydra lutris*. — J. Mammal. 72: 22—36.

Dr. J. Juste & Dr. C. Ibáñez, Estación Biológica de Doñana, C. S. I. C., Apartado 1056, E-41080 Sevilla, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 367—382	Bonn, Oktober 1992

La troisième molaire supérieure chez les Muridae d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*

C. Denys & J. Michaux

Abstract. Examination of upper M3 dental morphology of African Murinae as well as of Dendromurinae, Cricetomyinae and Petromyscinae allows the recognition of 9 morphotypes. Genera *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* have a specific pattern of the upper M3 with two or three cusps more or less well individualized in the anterior chevron. This morphotype is clearly opposed to morphotypes exhibited by the other Murinae where there is always an anterostyle (cusp t1) and an anterior chevron basically made of three cusps. *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* must be separated from Murinae on the basis of this difference. The upper M3 of *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* is also clearly different from upper M3 of Dendromurinae, Cricetomyinae and Petromyscinae. The study of the upper M3 is useful to separate closely or supposedly related genera. Examination of upper M3 is thus essential to the investigation of material extracted from owl pellets and geological deposits.

Key words. Rodentia, Muridae, dental morphology, systematics, Africa, *Acomys*.

Introduction

Les Muridae constituent un groupe très diversifié de rongeurs qui occupent surtout les zones tropicales de l'ancien monde. Sa classification sous-familiale soulève un certain nombre de problèmes qui sont exposés dans Ellerman (1940), Carleton & Musser (1984), Honaki et al. (1982). Les classifications destinées à l'usage des zoologues, reposent, pour des raisons évidentes, sur l'analyse des caractères externes ou crâniens. Ces caractères ne sont pas toujours suffisants pour séparer des espèces que les allozymes ou bien les chromosomes séparent aisément. Depuis la généralisation de l'étude des allozymes, certains chercheurs portent leur attention aux mensurations crâniennes et aux méthodes d'analyse multivariée (Auffray et al. 1990, Granjon & Cheylan, 1990, Dieterlen & Van der Straeten 1988, Robbins & Van der Straeten 1989).

Les travaux des zoologistes, en ce qui concerne la reconnaissance des espèces, ne prennent toujours pas suffisemment en compte la morphologie dentaire bien que celle-ci apporte des critères supplémentaires de détermination. Parmi les rares travaux qui lui accordent une importance, il faut citer ceux de Misonne (1969), de Petter (1966) et de Musser (1981). Si les caractères dentaires aident aux déterminations spécifiques d'animaux actuels, eux seuls autorisent l'étude des restes qui proviennent de pelotes de régurgitation de rapaces ainsi que des gisements paléontologiques. La morphologie dentaire joue encore un rôle déterminant dans la recherche phylogénétique (Jacobs 1978; Jaeger et al. 1985; Hutterer et al. 1988, Jacobs et al. 1989, 1990).

Si des clefs de détermination mettent en avant quelques caractères des premières molaires supérieures — le meilleur exemple est celui de la présence des t1 et t4 aux M1/ qui sépare les sous-familles des Dendromurinae, Murinae, et Cricetomyinae

(Petter 1966) — il faut bien constater l'absence d'utilisation des autres dents. Ainsi, dans la grande majorité des cas, il n'y a pas mention de la M3/ alors que chez les Murinae, nos observations préliminaires montrent que cette dent présente une grande diversité de forme et de taille, restée jusqu'ici inexploitée. Cette dent, par ailleurs, se révèle avoir un fort poids dans les analyses phylogénétiques (Denys et al., sous-presse).

Nous traiterons les Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae et Murinae comme les représentants, avec d'autres sous-familles, de la famille des Muridae, suivant en cela Carleton & Musser (1984). Les molécularistes adoptent cette convention (Sarich 1985; Wilson et al. 1987).

Matériel et méthode

Les Muridae (sensu Carleton & Musser 1984) étudiés dans ce travail appartiennent à des sous-familles endémiques d'Afrique tropicale (Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae) plutôt mal connues sur le plan dentaire, et aux Murinae de la même région, qui, à la différence de leurs homologues du sud-est asiatique, n'ont pas fait l'objet de travaux aussi développés. Le présent travail n'inclut pas les Otomyinae dont les molaires possèdent une structure laminaire caractéristique, très dérivée.

La liste des taxons observés est donnée ci-après:

Cricetomyinae: *Cricetomys*, *Saccostomus*
Petromyscinae: *Delanymys*, *Petromyscus*
Dendromurinae: *Beamys*, *Dendromus*, *Dendroprionomys*, *Deomys*, *Malacothrix*, *Prionomys*, *Steatomys*
Murinae: *Acomys*, *Aethomys*, *Arvicanthis*, *Colomys*, *Dasymys*, *Dephomys*, *Desmomys*, *Grammomys*, *Hybomys*, *Hylomyscus*, *Lamottemys*, *Lemniscomys*, *Lophuromys*, *Malacomys*, *Mastomys*, *Mus* (*Nannomys*), *Muriculus*, *Mylomys*, *Oenomys*, *Pelomys* (*Komemys*), *Pelomys* (*Pelomys*), *Praomys* s. l. [*Praomys* (*Myomys*), *Praomys* (*Myomyscus*), *Praomys* (*Praomys*)], *Rhabdomys*, *Stenocephalemys*, *Stochomys*, *Thallomys*, *Thamnomys*, *Zelotomys*.

Les molaires diminuent plus moins fortement de taille de la M1/ à la M3/. Cette réduction s'accompagne d'une simplification plus ou moins forte du dessin dentaire en raison de la disparition ou de la fusion de certains tubercules. Pour cette raison, l'interprétation des différents cuspides de la troisième molaire supérieure peut s'avérer délicate.

Les tubercules de la M3/ reçoivent les mêmes désignations (Michaux 1971; Misonne 1969; Musser 1981) que ceux de la M2/, les deux dents étant en contact de la manière suivante, t8 de la M2/ contre t5 de la M3/. Cette dent se divise en deux lobes, un lobe antérieur qui porte un chevron formé par le t6, côté externe, le t5 au centre et, côté interne, le t4. Le lobe antérieur de la molaire porte en général un petit t3, côté antéro-labial, et un fort t1, côté antéro-lingual. Les tubercules du lobe postérieur, souvent au nombre de deux, sont désignés comme t8 et t9. La présence de deux tubercules internes donne son originalité au dessin murin par rapport au dessin cricétin, la M3/ se caractérisant du côté interne par la présence, à l'avant, du t1, et, à l'arrière, du t4 (Fig. 1).

Abréviations: MNHN, Muséum national d'histoire naturelle; MAC, Musée de l'Afrique centrale; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; LACM, Los Angeles County Museum; TM, Transvaal Museum; SAM, South African Museum; RUCA, Université d'Anvers, Rijksuniversitair Centrum Antwerpen; BMNH, Natural History Museum London.

Résultats et discussion

Les M3/ des Muridae africains montrent une grande variété des dessins dentaires qui se répartissent en neuf morphotypes (Tab. 1).

Morphotype 1 (Fig. 2): Pas de tubercule antéro-interne, présence fréquente d'un

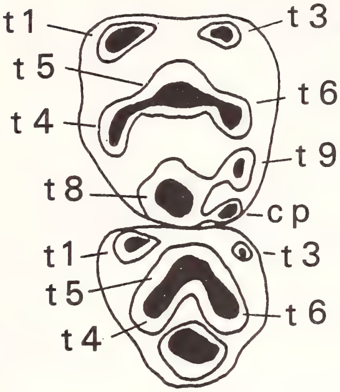


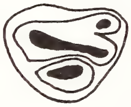
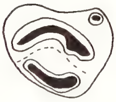
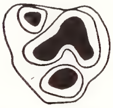
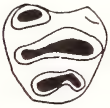
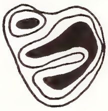
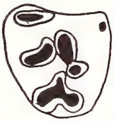
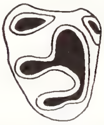
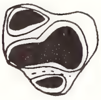
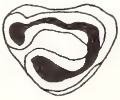
Fig. 1: M2—3 sup. gauches de *Progonomys* de Lo Fournas 7. Les cuspides sont numérotés d'après Miller (1912). Cp: Cingulum postérieur. Les tubercules t4, t5, t6 constituent le lobe antérieur encore appelé chevron.

t3; M3 sup. réduites ou non réduites; chevron constituant le lobe antérieur sans tubercules différenciés. Ce morphotype se retrouve chez des genres placés dans des sous-familles distinctes: Cricetomyinae, Dendromurinae et Petromyscinae, (*Saccostomus*, *Cricetomys*, *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix*, *Beamys*, *Dendroprionomys*, *Deomys*, *Prionomys*, *Delanymys*, *Petromyscus*).

Morphotype 2 (Fig. 3): Trois tubercules principaux, au plus, pour le lobe antérieur de la dent (il n'y a pas, à la fois, un tubercule antéro-interne et un premier lobe constitué par 3 tubercules); présence fréquente d'un t3; M3/ réduites ou non réduites. Il regroupe *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*.

Nos observations révèlent la grande variabilité morphologique des M3/ d'*Acomys*, d'*Uranomys* et de *Lophuromys*. Chez toutes les espèces africaines d'*Acomys*, le t3 est présent. Chez une espèce, *A. dimidiatus homericus* (Sultanat d'Oman; Collection Harrison), un des spécimens montre en plus du t3, un petit tubercule antéro-interne t1. Des liaisons qui peuvent se former indifféremment du côté labial ou du côté lingual entre le lobe antérieur et le lobe postérieur accentuent encore la variabilité des M3 sup. (Petter 1983). Une population d'*Uranomys ruddi foxi* du Muséum de Tervuren se singularise par un t3 assez réduit et présent chez trois quart des spécimens observés. La M3/ réduite de *Lophuromys* pose également un problème d'interprétation. Dans sa révison du genre, Dieterlen (1976) souligne la très grande variabilité des M3 sup. Il n'avance pas d'interprétation des tubercules. Nos observations indiquent que *L. flavopunctatus*, *L. woosnami*, *L. rahmi*, *L. sikapusi*, *L. nudicaudus* posséderaient un petit t3 sur la M3/. Ces espèces n'auraient pas de t1. *L. cinereus*, *L. medicaudatus*, *L. luteogaster* n'auraient pas de t3. Nos observations montrent encore que le nombre des tubercules du premier lobe de la M3/ est le plus souvent limité à deux. Leur identification pose un problème qui ne pourra être résolu qu'une fois reconnue l'homologie des tubercules.

Tableau 1: Morphotypes de M3 supérieure reconnus chez les Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae et les Murinae africains. Dents gauches, non à l'échelle.

1		*Saccostomus, Cricetomys, Beamys, Dendromus Steatomys, Malacothrix, Dendroprionomys Deomys, Prionomys, Petromyscus, Delanymys*
2		*Acomys, Uranomys, Lophuromys*
3		*Rhabdomys, Aethomys, Muriculus, Malacomys Mastomys, Praomys s. l., Lemniscomys* (certains) *Stenocephalemys*
4		*Arvicanthis, Dasymys, Stochomys Lemniscomys* (certains)
5		*Colomys, Dephomys, Hybomys Hylomyscus, Zelotomys, Lemniscomys* (certains)
6		*Grammomys, Thallomys*
7		*Oenomys, Lamottemys Thamnomys, Desmomys*
8		*Mylomys, Pelomys (Komemys, Pelomys)*
9		*Mus (Nannomys)*

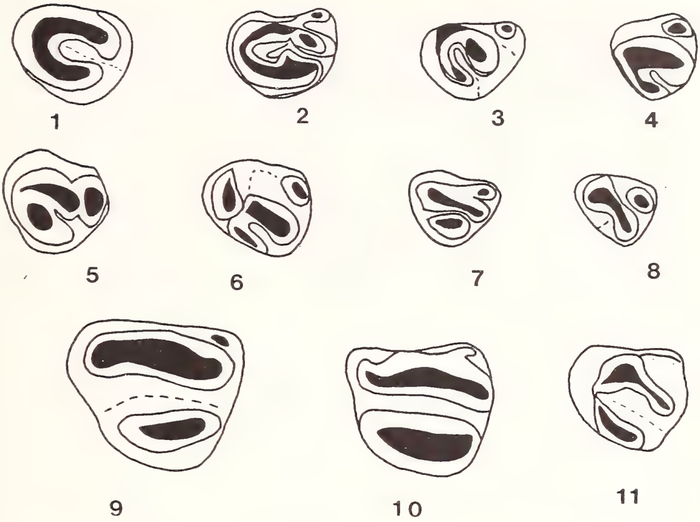


Fig. 2: Morphotype 1: (1) *Petromyscus collinus* BMNH 25-1.2.163 Namibie, (2) *Delanymys brooksi* BMNH 14. 861 Zaïre, (3) *Malacothrix typica* MNHN 1936-1541 Af. du Sud, (4) *M. typica* MNHN 1964-292 Af. du Sud, (5) *Steatomys* sp. MNHN 1980-396 Haute Volta, (6) *S. pratensis* BMNH 78.844 Zambie, (7) *Dendromus mystacalis* MNHN 1983-217 Gabon, (8) *D. melanotis* BMNH 14.5.4.19 Af. S, (9) *Saccostomus campestris* origine indét., (10) *Beamys hindei* BMNH 10.9.22.32 Kenya, (11) *Deomys ferrugineus* MNHN 1983-227 Gabon. Dents gauches.

Morphotype 3 (Fig. 4): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de trois tubercules disposés en un chevron symétrique; Il se rencontre chez les genres *Aethomys*, certains *Lemniscomys*, *Praomys* s. l. (*Myomys*, *Myomyscus*, *Praomys*), *Rhabdomys*, *Stenocephalemys*, *Muriculus*, *Mastomys*, *Malacomys*.

Ce morphotype se rencontre avec une grande constance chez toutes les espèces d'*Aethomys*. Il semble ainsi difficile de définir des divisions à l'intérieur de ce genre, la seule variation observée concerne la présence d'un ou deux tubercules au lobe postérieur. *Lemniscomys* offre une situation comparable pour le lobe postérieur. Certains individus d'une même espèce peuvent présenter une disposition plus ou moins symétrique du premier lobe. Chez les différents sous-genres de *Praomys*, la disposition du premier lobe de la M3/ varie peu et on n'observe pas de cas où on trouve deux tubercules au lobe postérieur. *Muriculus* se distingue très bien des *Mus*, sur la M3/, ce qui justifie son attribution à un genre particulier. Il se rapproche aussi des *Praomys*, ce qui est une hypothèse phylogénétique qui mériterait d'être éprouvée.

Morphotype 4 (Fig. 5): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de deux à trois tubercules (alignés) parfois mal différenciés: *Arvicanthis*, *Stochomys*, *Dasymys*, *P.* (*Pelomys*). Le Murinae sub-fossile de la Gran Canaria (Iles Canaries, Espagne) *Canariomys tamarani* entre dans cette catégorie (Lopez Martinez & Lopez Jurado 1987).

Morphotype 5 (Fig. 6): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de trois tubercules

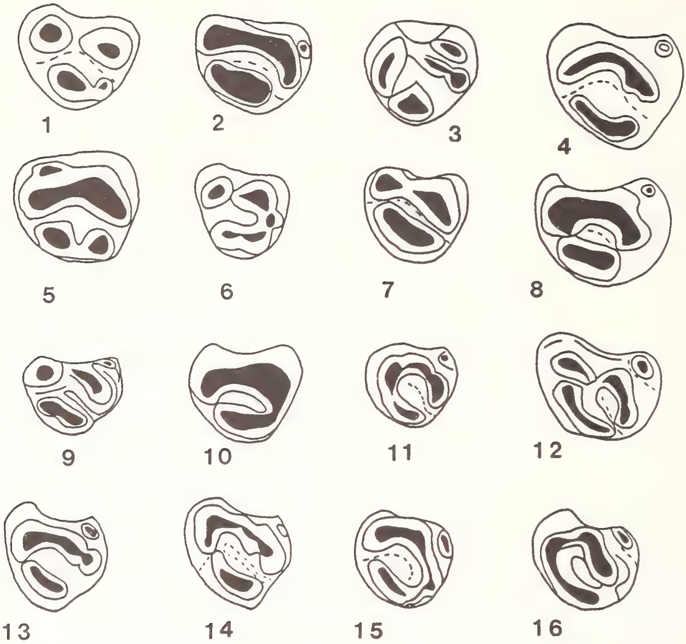


Fig. 3: Morphotype 2: (1) *Lophuromys sikapusi* MNHN 1960-654 Guinée, (2) *Lophuromys sikapusi* MNHN 1991-428, (3) *Lophuromys rahmi* RUCA Coll. 5278 Kayove, (4) *Acomys cahirinus* MNHN 1956-188 Palestine, (5) *Lophuromys flavopunctatus* HZN 38-15103 Malawi, (6) *Lophuromys flavopunctatus* BMNH 73-1158 Kenya, (7) *L. flavopunctatus* MNHN 1961-28 Kenya, (8) *Acomys russatus* MNHN 1981-1056 Sinaï, (9) *Lophuromys nudicaudus* MNHN 1961-303 RCA, (10) *Lophuromys melanonyx* MNHN 1972-259 Ethiopie, (11) *Acomys percivali* MNHN 1975-301 Ethiopie, (12) *Acomys spinosissimus* HZM 11.15.491 Malawi, (13) *Uranomys ruddi* MNHN 1973-460 Côte d'Ivoire, (14) *Uranomys ruddi* MNHN 1973-460 Côte d'Ivoire, (15) *Acomys ignitus* MNHN 1957-543 Kenya, (16) *Acomys spinosissimus* HZM 14.15.494 Malawi. Dents gauches.

disposés en chevron dissymétrique. Le morphotype 5 rassemble des formes variées: *Zelotomys*, *Dephomys*, *Hybomys*, *Hylomyscus*, *Colomys*, certains *Lemniscomys*. Le Murinae sub-fossile *Malpaisomys insularis* des Iles Canaries orientales (Fuerteventura, Lanzarote) possède ce morphotype (Hutterer et al. 1988).

Les deux espèces d'*Hybomys* se distinguent sur la disposition du lobe postérieur. Ainsi *H. univittatus* possède un lobe postérieur large en forme de lame transverse tandis qu'*H. trivirgatus* possède un lobe postérieur étroit formé d'un tubercule arrondi médian. Il est intéressant de constater la présence dans ce groupe d'*Hylomyscus* qui se démarque bien par sa structure de la M3/, du groupe *Praomys* où il était rangé auparavant. De même que la structure des M3/ de *Dephomys* est nettement différente de celle de *Stochomys* (morphotype 4). La présence de *Zelotomys* dans ce groupe permet également de le différencier des *Mus* et des *Praomys*.

Morphotype 6 (Fig. 7): Présence d'un t1 et d'un t3; lobe antérieur formé de trois tubercules disposés en chevron symétrique; le t5 est de taille normale, il n'est pas plus

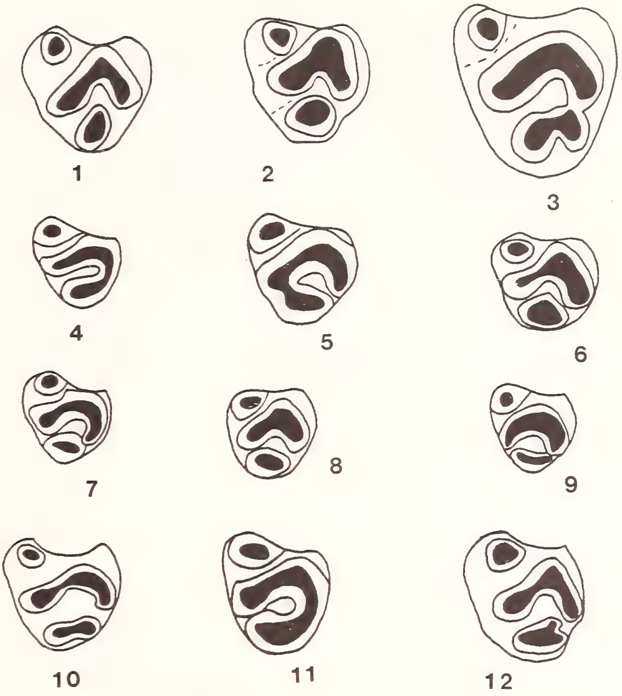


Fig. 4: Morphotype 3: (1) *Rhabdomys pumilio* LACM 78095 Af. S., (2) *Aethomys namaquensis* LACM 40555 Af. S., (3) *A. hindei* LACM 42919 Kenya, (4) *Muriculus imberbis* BMNH 2.9.9.51 Ethiopie, (5) *Malacomys* sp. MAC 73-18M339 Cameroun, (6) *Mastomys* cf. *natalensis* TM 29587 Af. S., (7) *Myomys* cf. *daltoni* MAC 75-3-M-2.1081 Cameroun, (8) *Praomys verreauxi* SAM 19159 Af. S., (9) *P. rostratus* RUCA Coll. 1872 Burkina Faso, (10) *Lemniscomys* sp. origine indét., (11) *Praomys jacksoni* BMNH 12.7.1.77 Kenya, (12) *Stenocephalemys griseicaudata* MNHN 1972-159 Ethiopie. Dents gauches.

volumineux que celui de la M2/. Parfois, présence d'une petite crête longitudinale entre t6 et t9. Il est présent chez *Thallomys* et *Grammomys.*

Morphotype 7 (Fig. 8): Présence d'un t1 et d'un t3; lobe antérieur formé de deux gros tubercules dont un volumineux t5 qui occupe au moins la moitié de la largeur de la dent (ce t5 est aussi volumineux que celui de la M2/). Une trace d'un t6 plus ou moins crestiforme peut s'observer en arrière du t5. Il s'agit de formes stéphanodontes: *Thamnomys, Lamottemys, Oenomys, Desmomys.*

Morphotype 8 (Fig. 9): Même disposition générale du dessin dentaire, que pour le morphotype 7 mais couronne bunodonte. Il n'y a pas de crêtes longitudinales entre les tubercules fortement gonflés et bien individualisés. La couronne possède parfois un aspect buno-sélénodonte: *Mylomys, Pelomys* (*Komemys*), *Pelomys* (*Pelomys*).

Morphotype 9 (Fig. 10): Individualisation occasionnelle du t1 et tubercules mal différenciés disposés dans une couronne. Ce morphotype caractérise les Murinae africains à M3/ fort réduite: *Nannomys.*

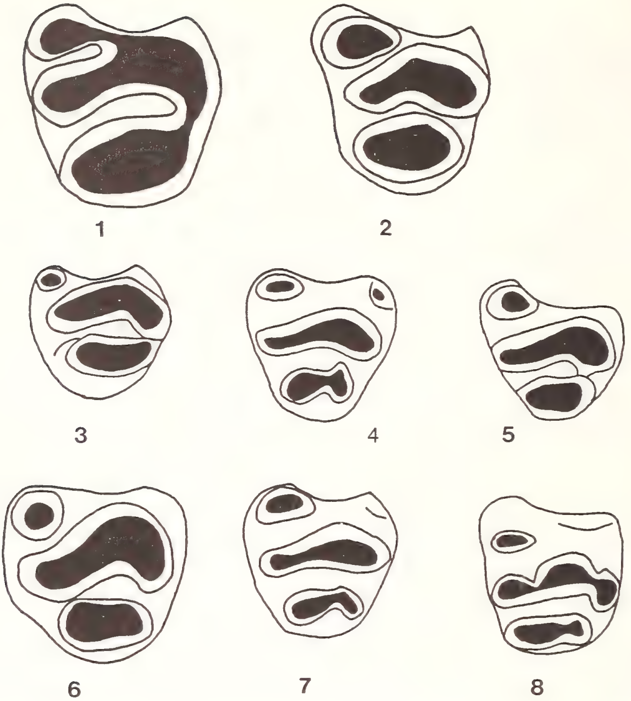


Fig. 5: Morphotype 4: (1) *Dasymys incomtus* LACM 52924 Ouganda, (2) *D. incomtus* LACM 52923 Ouganda, (3) *Stochomys* sp. MNHN 1967-1551 La Maboké RCA, (4) *Arvicanthis somalicus* LACM 53709 Kenya, (5) *Lemniscomys griselda* Cracovie M/10/45/90, Mozambique, (6) *Arvicanthis niloticus* MNHN 1978-31, (7) *A. somalicus* LACM 53712 Kénya, (8) *A. blicki* MNHN 1972-151 Ethiopie. Dents gauches.

Les morphotypes 3 à 9 se rencontrent chez la plupart des Murinae africains. Les morphotypes 3 et 8 se retrouvent chez les genres à allure extérieure de rat et chez les formes apparentées à *Praomys*. Bien que très diversifiés ces deux derniers groupes montrent une faible variabilité morphologique de la M3/ ce qui contraste avec ce qui est observé dans les catégories 1 et 2.

Le degré d'alignement des tubercules est variable chez les M3/ qui montrent le morphotype 4. Comme les morphotypes 3 et 4 sont assez voisins, une bonne discrimination demande de se référer aussi aux M1 et M2/. Ce problème se rencontre avec la distinction *Lemniscomys-Arvicanthis* ainsi qu'avec certains *Lemniscomys* et *Pelomys* [*Pelomys* (*Pelomys*)], la variation s'observant parfois au sein d'une même espèce. Malgré des tubercules très enflés qui rappellent ceux de certains *Pelomys*, *Arvicanthis blicki* reste dans le morphotype 4. La distinction des tubercules du lobe antérieur est difficile chez *Dasymys*. Ce dernier genre qui présente toujours un t1 volumineux et pas de t3, ne peut pas être classé avec les Murinae montrant le morphotype 7. Il constitue à lui tout seul une forme à M3/ de grande taille avec un schéma simplifié. Les tubercules sont également plus ou moins bien alignés et différenciés chez *Stochomys*.

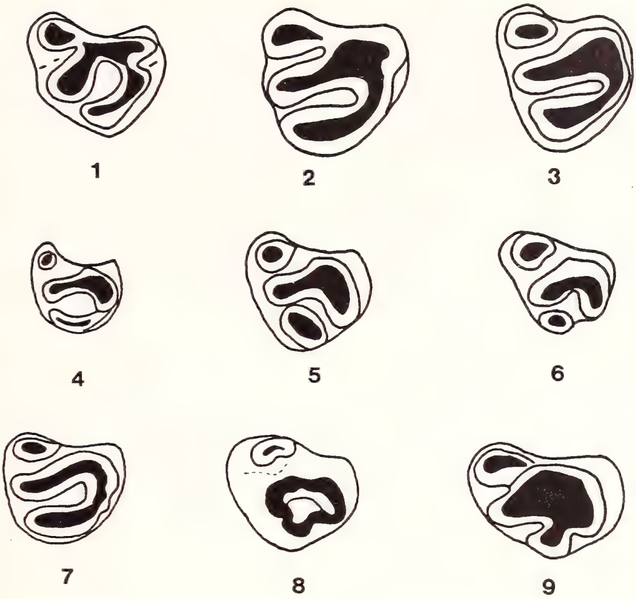


Fig. 6: Morphotype 5: (1) *Hybomys trivirgatus* MNHN 1982-564 Côte d'Ivoire, (2) *H. univittatus* MNHN 1952-382 Cameroun, (3) *Dephomys defua* MNHN 1959-789 Guinée, (4) *Hylomyscus stella* BMNH 1969-71-1932 Kenya, (5) *Colomys goslingi* BMNH 1986-1584 Zaïre, (6) *Zelotomys* sp. origine indet., (7) *Hylomyscus stella* MNHN 1965-658 Togo, (8) *Zelotomys hildegardeae* BMNH 64-582 Kenya, (9) *Zelotomys hildegardeae* BMNH 13-10-18.18 Kenya. Dents gauches.

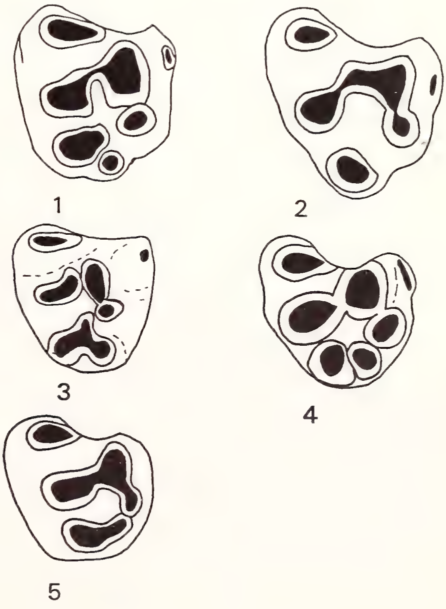


Fig. 7: Morphotype 6: (1) *Thallomys damarensis* MNHN 1962-1123 Af. S., (2) *T. damarensis* MNHN 1962-1124 Af. S., (3) *T. paedulcus* MNHN 1977-25 Somalie, (4) *Grammomys dolichurus* MAC 82-06-M-1784 Rwanda, (5) *G. gazellae* MNHN 1962-1044 Bangui RCA. Dents gauches.

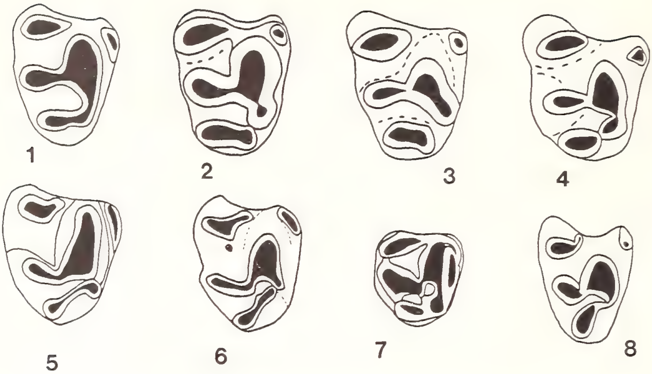


Fig. 8: Morphotype 7: (1) *Oenomys ornatus* MNHN 1979-422 Côte d'Ivoire, (2) *O. ornatus* MNHN 1959-1661 Guinée, (3) *O. ornatus* MNHN 1970-559 Guinée, (4) *O. ornatus* MNHN 1970-553 Guinée, (5) *Lamottemys okuensis* MNHN 1984-494 Cameroun, (6) *L. okuensis* MNHN 1984-493 Cameroun, (7) *Thamnomys* sp. RUCA Coll. N° 2263 Rwanda, (8) *Desmomys harringtoni* BMNH 72467. Dents gauches.

Discussion

La M3/ d'*Acomys*: L'originalité de la M3/ d'*Acomys* et la remise en question de l'appartenance de ce genre aux Murinae sur la base de données moléculaires (Sarich 1985; Wilson et al. 1987; Chevret comm. pers., Montgelard comm. pers.) montrent que l'interprétation de cette dent joue désormais un rôle phylogénétique crucial. Dans un article relatif à la position systématique d'*Acomys* (Denys et al. sous-presse), il a été souligné que le genre *Uranomys* présentait un dessin dentaire similaire à celui d'*Acomys* et l'hypothèse avait été avancée qu'ils pouvaient tous deux appartenir à des branches précoces de la radiation des Murinae. Le genre *Lophuromys* s'ajoute maintenant aux deux précédents.

Les morphotypes 3 à 9 reconnus chez les Murinae peuvent dériver du dessin dentaire illustré par la M3/ du *Progonomys* qui représente le genre souche de la radiation des Murinae (Jacobs 1978; Jacobs et al. 1989, 1990; Michaux 1971; Jaeger et al. 1985; Misonne 1969, etc . . .). Le dessin dentaire de la M3/ du plus ancien Murinae connu *Antemus chinjiensis* (ca. 14 à 12 Ma) ressemble également à celui des M3/ de *Progonomys* dont il ne diffère que par la présence d'un t1 peu développé, nettement plus réduit que le t4. Deux tubercules internes sont néanmoins présents. Comme les M3/ d'*Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys* se caractérisent par la présence d'un seul tubercule interne, la dérivation de leur dessin dentaire, dans l'hypothèse où ces genres seraient effectivement de vrais Murinae, implique que la M3/ acquiert d'abord deux tubercules internes (différenciation des Murinae), puis qu'elle perd l'un de ces tubercules (scénario 1, fig. 11). En revanche, l'hypothèse de l'individualisation précoce des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys* suppose que l'évolution s'est simplement arrêtée plus tôt (scénario 2, Fig. 11).

L' éloignement phylogénétique considérable d'*Acomys* par rapport aux Murinae, indiqué par les données moléculaires, conduit à envisager une troisième hypothèse,

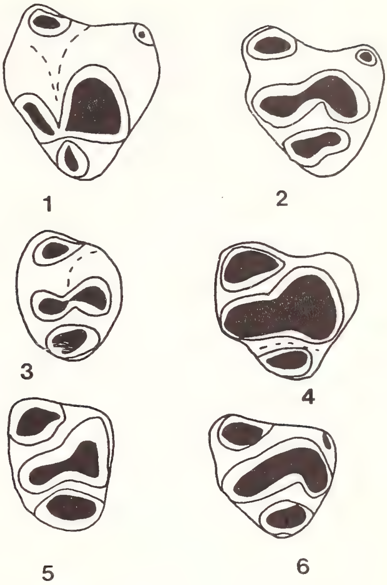


Fig. 9: Morphotype 8: (1) *Mylomys dybowskii* MNHN 1971-599 RCA, (2) *Pelomys* (*Pelomys*) *fallax* 46558 Zambie, (3) *Pelomys* (*Komemys*) *isseli* BMNH 74-81 Kenya, (4) *P.* (*Komemys*) *hopkinsoni* Paratype RG 22-790 Burundi, (5) *P.* (*Komemys*) *isseli* BMNH 67-1368 Ouganda, (6) *P.* (*Pelomys*) *campanae* Angola BMNH 35-1-6-160. Dents gauches.

celle de l'acquisition du dessin murin par parallélisme chez *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*. Si l'utilisation des caractères de la M1 et M2 sup. n'est plus possible dans ce cas pour établir les relations phylogénétiques, la M3 sup. permet d'envisager des hypothèses qu'il sera possible d'éprouver. Un muridae fossile d'âge Miocène moyen du Pakistan et de Thaïlande, *Potwarmus* Lindsay, 1988, apporte alors une information intéressante. Les dents jugales supérieures de *Potwarmus* montrent, à côté de traits cricétins, un fort cingulum antéro-interne, structure dont on peut faire dériver des tubercules internes, tels ceux montrés par les Dendromurinae, les Cricetomyinae, *Acomys*, *Lophuromys*, *Uranomys* et les Murinae. La présence d'un seul tubercule interne à la M3/ chez *Acomys*, *Lophuromys* et *Uranomys* pourrait s'expliquer par le fait que chez leur ancêtre, il n'y avait, par comparaison avec celui des autres Murinae, soit, pas de cingulum antéro-interne, soit qu'un cingulum fort réduit (scénario 3, Fig. 11).

Les Murinae africains: Les genres qui montrent les morphotypes 3, 4 et 6 possèdent des molaires dont le dessin dentaire dérive de celui observé chez le *Progonomys* du Miocène supérieur. On relève alors la tendance à la disparition du t3. Le premier chevron, plus ou moins symétrique, montre le plus souvent trois tubercules qui correspondent aux t4, t5 et t6, le deuxième lobe comprenant le t8 et le t9.

Le morphotype 6 mérite attention car il illustre une structure propre à certains Murinae, la stéphanodontie. Cette dernière, primitivement définie par la liaison entre les tubercules t6 et t9 des M1—2/ (Schaub 1938), elle désigne maintenant de façon plus générale la présence de crêtes de directíon longitudinale aux molaires supérieures et inférieures qui réunissent ou non certains des tubercules principaux entre eux. Ces crêtes correspondent à des néoformations (Michaux, 1971). Dans le cas des M3/, nous dirons qu'il y a une disposition stéphanodonte chaque fois qu'une crête ébau-

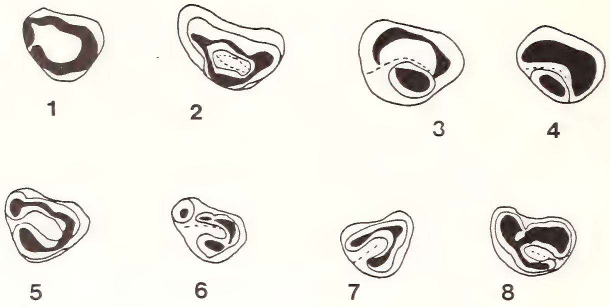


Fig. 10: Morphotype 9: (1) *Nannomys minutoides* MNHN 1964-297 Af. du Sud, (2) *Nannomys triton* MNHN 1969-263 Zaïre, (3) *Nannomys bufo* MNHN 1966-2210 Congo, (4) *Nannomys bufo* et BMNH 63-805 Ouganda, (5) *Nannomys minutoides* MNHN 1964-297 Afrique du Sud, (6) *Nannomys minutoides* origine indet., (7) *Nannomys gratus* BMNH 28.1.9.32 Kenya, (8) *Nannomys indutus* SAM 37204 Afrique du Sud. Dents gauches.

che ou établit une liaison entre les deux lobes principaux de la dent. Cette liaison se fait soit sur le bord labial de la dent (liaison t6—t9), soit sur le bord lingual (liaison t4—t8). Ensuite, la liaison du t1 au lobe antérieur marque un degré plus grand de stéphanodontie. Ce dessin dentaire montre à la fois un t1 et un t3, mais le t3 peut cependant ne pas être présent comme chez certains *Grammomys* où la M3/ montre quelquefois le morphotype 3 ainsi que chez certains *Thallomys* où le t3 est fort discret dans la plupart des cas.

Des tubercules très renflés et de grande taille en particulier ceux de la rangée centrale (morphotype 7) caractérisent un dernier groupe de Murinae. Le chevron antérieur de la M3/ ne montre que deux tubercules, un t4 et un tubercule qui représente les t5 et t6. Le second lobe se réduit à un seul tubercule. Les molaires de *Pelomys* sous genre *Komemys* appartiennent à ce groupe. En revanche, les M3/ des autres *Pelomys*, placés dans le sous genre *P.* (*Pelomys*), révèlent une assez grande variabilité en ce qui concerne les tubercules t1 et t3, ce dernier pouvant être absent, et montrent encore au chevron antérieur la trace de trois tubercules. La variabilité élevée des M3/ d'*Oenomys* et le faible nombre de *Lamottemys* connus posent un problème lorsqu'il s'agit de définir les affinités de ce dernier genre (Dieterlen & Van der Straeten 1988; Petter 1986).

Conclusions

L' observation des M3 supérieures de Muridae africains fournit des résultats systématiques et phylogénétiques importants. Tout d'abord, en ce qui concerne la systématique, l'étude de la M3/ révèle des différences morphologiques qui peuvent dans certains cas être de bons critères pour séparer des genres de rongeurs très proches par leur aspect extérieur comme par exemple les deux espèces d'*Hybomys*. Ils seront également pratiques pour déterminer des restes dentaires provenant de matériel paléontologique ou de restes de pelotes de régurgitation de rapaces. Les M3/ montrent également qu'on peut séparer *Muriculus*, *Zelotomys*, des *Mus* et que les *Praomys* ont une

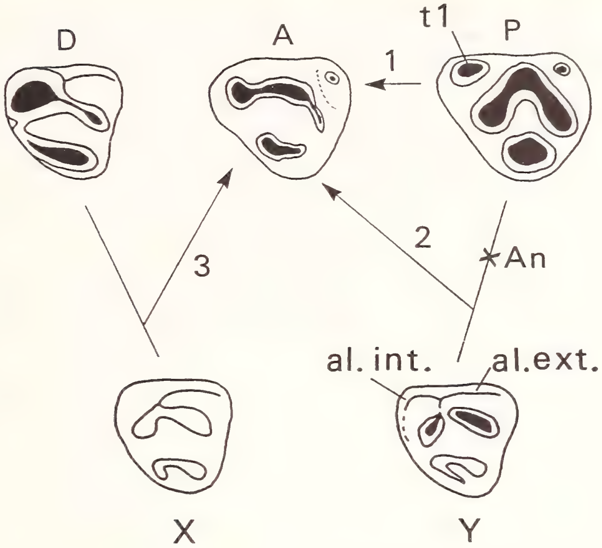


Fig. 11: Dessins dentaires comparés de *Deomys* (D), *Acomys* (A), *Progonomys* (P) et *Antemus* (An) (Murinae fossiles). Les flèches indiquent trois interprétations phylogénétiques de l'origine du dessin *Acomys*. 1: point de vue traditionnel; 2: d'après Denys et al., sous presse; 3: acquisition parallèle d'un tubercule antéro-interne chez *Acomys* et les Murinae. X, Y: Dessins dentaires de Muridae d'âge Miocène moyen, X: sans antérolophe interne, Y: sans antérolophe externe. Abréviations: al. ext. antérolophe externe, al. int. antérolophe interne. Pour la numérotation des tubercules voir Fig. 1. Dents gauches.

identité de structure. Il subsiste cependant quelques problèmes par exemple pour séparer *Lemniscomys* d'*Arvicanthis* ce qui serait bien pratique pour les travaux de paléontologie étant donnée l'importance de ces fossiles et les implications pour le paléoenvironnement et la paléobiogéographie. Seule l'étude détaillée de la variabilité de ces deux genres pourra permettre d'aller plus loin.

Le regroupement des Muridae qui présentent une structure stéphanodonte, ou encore celui des genres qui possèdent des dents en lamelles transverses, ne semble pas licite compte tenu de l'évolution convergente hautement probable de ces structures. On peut, en revanche, se demander si le groupe de formes comprenant *Aethomys*, *Lemniscomys*, *Praomys*, *Mastomys*, *Rhabdomys* ne pourrait pas représenter un ensemble monophylétique qui a divergé très tôt du stock ancestral et conservé un certain nombre de caractères primitifs. En effet, leur type de M3/ est celui qui se rapproche le plus de celui présenté par *Progonomys*, un des plus anciens Murinae connu.

Mais le résultat le plus important vient du regroupement d'*Acomys* avec *Uranomys* et *Lophuromys* genres dont la position précise vis à vis des Murinae n'est toujours pas nettement établie: isolement précoce à partir de la branche qui conduit aux Murinae, acquisition tardive dans un groupe frère ou dans un groupe encore plus éloigné des Murinae? Ces deux hypothèses ne sont pas contradictoires avec des observations autres que morphologiques relatives à chacun de ces genres. Des travaux qui portent sur les chromosomes et l'électrophorèse des protéines chez *Lophuromys*, montrent la place originale de ce dernier au sein des Muridae (Viégas-Pécquignot et al. 1983, Bonhomme et al. 1985). Des résultats récents d'hybridation ADN/ADN (Chevret, sous-presse) et d'immunologie (Montgelard, comm. pers.) conforteraient encore cette observation. Le parallélisme évolutif qui serait illustré par *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*, est spectaculaire dans la mesure où les dessins dentaires des M1—2/ et des M/1—3 de ces formes rappellent très clairement ceux des Murinae.

Remerciements

Ce travail a été réalisé au Lab. Mammifères et oiseaux du MNHN dirigé part C. Erard. Nous remercions M. Tranier et J. Cuisin de ce laboratoire pour avoir favorisé l'accès aux collections. Il a été financé par des crédits d'une Action spécifique du MNHN et par l'URA 327 du CNRS. Nous remercions également F. Petter pour ses commentaires avisés. Notre reconnaissance va également aux responsables des collections de Mammifères de diverses institutions: au Dr. W. Van Neer du Musée de l'Afrique centrale (Tervuren), au Dr. K. Kowalski (Institut de Zoologie de Cracovie), au Dr. Dieterlen (SMNS, Stuttgart), à Mrs. S. George (LACM, Los Angeles), à Mrs. Hammerton-Drinkdraw (SAM, Cape Town), aux Dr. T. L. Harrison et P. Bates du Harrison Zoological Museum, à Ms P. D. Jenkins du Natural History Museum (London), au Dr. E. Van der Straeten (RUCA Université Anvers) qui nous a aussi aimablement fait part de ses commentaires.

Zusammenfassung

Nach Untersuchungen der Zahnmorphologie der oberen M3 afrikanischer Murinae, Dendromurinae, Cricetomyinae und Petromyscinae werden 9 Morphotypen unterschieden. Die Gattungen *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* haben eine spezifische Ausbildung der oberen M3, die zwei oder drei mehr oder weniger gut individualisierte Höcker auf dem vorderen Lobus aufweisen. Dieser Morphotyp ist klar unterschieden von denjenigen der anderen Murinae, bei denen immer ein Anterostyl (Höcker t1) und ein im wesentlichen aus drei Spitzen bestehender vorderer Lobus ausgebildet ist. *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* müssen auf Grund dieses Unterschiedes von den Murinae getrennt werden. Die oberen M3 von *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* unterscheiden sich auch klar von denjenigen der Dendromurinae, Cricetomyinae und Petromyscinae. Das Studium der oberen M3 ist wichtig, um nahverwandte oder vermutlich verwandte Gattungen zu differenzieren. Eine Prüfung der oberen M3 ist somit nützlich bei der Untersuchung von Material aus Eulengewöllen und geologischen Ablagerungen.

Références

Auffray, J. C., E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simpson & E. Nevo (1990): Presence and ecological distribution of *Mus "spretoides"* and *Mus musculus domesticus* in Israel. Circum-Mediterranean vicariance in the genus *Mus*. — Z. Säugetierk. 55: 1—10.

Bonhomme, F., D. Iskandar, L. Thaler & F. Petter (1985): Electromorphs and phylogeny in muroid rodents. — In: Luckett P. W. & Hartenberger J. L.: Evolutionary Relationships among Rodents, a multidisciplinary Analysis. — NATO ASI Series, S. A: Life Sciences, Vol. 92: 671—683.

Carleton M. D. & G. G. Musser (1984): Muroid rodents. — In: Anderson, S. & K. Jones, eds., Orders and families of recent mammals of the World. John Wiley et Sons Inc. pp. 289—379.

Denys, C., J. Michaux, F. Petter, J. P. Aguilar & J. J. Jaeger (sous-presse): Molar morphology as clue for phylogenetic assignation of *Acomys* to the Murinae (Mammalia, Rodentia). — Isr. J. Zool.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Serie A (Biologie) 285: 1—96.

Dieterlen, F. & E. Van der Straeten (1988): Deux nouveaux spécimens de *Lamottemys okuensis* Petter, 1986 du Cameroun (Muridae: Rodentia). — Mammalia 52: 379—385.

Ellerman, J. R. (1940): Families and genera of living rodents. Vol. 2, Family Muridae. — Br. Mus. (Nat. Hist.), London, xii, 690 p.

Granjon, L. & G. Cheylan (1990): Différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes. —Mammalia 54: 213—231.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. — Allen Press & The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA. 694 p.

Hutterer, R., N. Lopez-Martinez & J. Michaux (1988): A new rodent from the Quaternary deposits of Canary islands and its relationships with Neogene and recent murids of Europe and Africa. — Palaeovertebrata 18 (4): 241—262.

Jacobs, L. L. (1978): Fossil rodents (Rhizomyidae & Muridae) from Neogene Siwalik Deposits Pakistan. — Mus. Northern Arizona Press, Bull. Ser. 52: i—xi, 1—103.

Jacobs, L. L., L. J. Flynn & W. R. Downs (1989): Neogene of Southern Asia. — In: Black, C. C. & M. R. Dawson, eds., Papers on fossil rodents in honour of Albert Elmer Wood. Natural History Museum of Los Angeles County, Special Publication 33: 157—177.

Jacobs, L. L., L. J. Flynn, W. R. Downs & J. Barry (1990): Quo Vadis, *Antemus*? The Siwalik Muroid Record. — In: Lindsay, E. H., V. Fahlbusch & P. Mein, eds., European Neogene Chronology. NATO ASI Series, Plenum Press, New York, p. 573—586.

Jaeger, J. J., H. Tong, E. Buffetaut & R. Ingavat (1985): The first fossil rodents from the Miocene of Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. — Rev. Paleobiologie 4: 1—7.

Lindsay, E. H. (1988): Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. Part I: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae. — Palaeovertebrata 18: 95—154.

Lopez Martinez, N. & L. F. Lopez Jurado (1987): Un nuevo murido gigante del Cuartenario de Gran Canaria *Canariomys tamarani* nov. sp. (Rodentia, Mammalia). — Doñana, Publ. ocas. 2: 1—66.

Michaux, J. (1971): Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe occidentale. Evolution et rapports avec les formes actuelles. — Paleobiologie continentale 2: 1—67.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. — London: British Museum (Nat. Hist.), 1019 p.

Misonne, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. — Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. B172B: 1—219.

Musser, G. G. (1981): Results of the Archbold Expeditions. N° 105. Note on the systematics of Indo-Malayan Murid rodents, and description of new genera and species from Ceylon, Sulawesi and the Philippines. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 168: 225—334.

Petter, F. (1966): Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sous-famille de rongeurs Cricetidae, les Cricetomyinae. — C. R. Acad. Sci., Paris 258: 6516—6518.

Petter, F. (1983): Eléments d'une révision des *Acomys* africains. Un sous-genre nouveau, *Peracomys* Petter et Roche 1981 (Rongeurs, Muridés). — Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. 237: 109—119.

Petter, F. (1986): Un rongeur nouveau du Mont Oku (Cameroun) *Lamottemys okuensis*, gen. nov., sp. nov. (Rodentia, Muridae). — Cimbebasia, ser. A 8 (12): 97—105.

Robbins, C. B. & E. Van der Straeten (1989): Comments on the systematics of *Mastomys* Thomas 1915 with the description of a new west African species (Mammalia: Rodentia; Muridae). — Senckenberg. biol. 69: 1—14.

Sarich, V. M. (1985): Rodent macromolecular systematics. — In: Luckett, W. P. & J. L. Hartenberger, eds. Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis. Nato ASI Series A: Life Sciences 92: 423—452.

Schaub, S. (1938): Tertiäre und Quartäre Murinae. — Abh. schweiz. paläont. Ges. Basel 61: 1—39.

Van der Straeten, E. & F. Dieterlen (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from eastern Zaïre (Mammalia). — Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie) 402: 1—11.

Viégas-Pécquignot, E., B. Dutrillaux, M. Prod'homme & F. Petter (1983): Chromosomal phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. — Cytogenetics, Cell Genetics 35: 269—278.
Wilson, A. C., H. Ochman & E. M. Prager (1987): Perspectives on a molecular time scale for evolution. — Trends in Genetics 3 (9): 241—247.

C. Denys, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université de Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier-Cédex 05, France. J. Michaux, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'E. P. H. E. et Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université de Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier-Cédex 05, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 383—392	Bonn, Oktober 1992

Species of the genus *Otomys* from Cameroon and Nigeria and their relationship to East African forms

F. Dieterlen & E. Van der Straeten

Abstract. Specimens of *Otomys* collected in 1988 in the Gotel Mts represent the first record from Nigeria and the westernmost occurrence of this African genus. They were compared with previous records from West Cameroon. It could be shown that the occurrence of *Otomys irroratus burtoni* appears to be confined to Mt Cameroon, that the specimens of Mt Oku are conspecific with the new ones from Nigeria, and that both represent a new species which is named and described. It seems to be closely related to *O. barbouri* and *O. lacustris*, both species distributed in some East African mountains.

Key words. Mammalia, Muridae, *Otomys*, West Africa, systematics, new species.

Introduction

Organized by the Nigerian Conservation Foundation, an expedition to the mountain rain forests of the Gotel Mts and Mambilla plateau took place in March 1988 (Ash & Dowsett-Lemaire 1989). Small mammals and bats were collected by the German ornithologist Gerhard Nikolaus and housed in the museums of Stuttgart and Bonn. A provisional species list was hastily published by Nikolaus & Dowsett (1989), but without the consent of Nikolaus. In this paper the four specimens of *Otomys* collected were listed as *O. irroratus burtoni*, until then the only West African form of *Otomys*, known from Mt Cameroon and Mt Oku (Eisentraut 1963, 1968, 1973). A more careful examination revealed that the new specimens from Nigeria and those from Mt. Oku all belong to an undescribed species which seems to have a close relationship to *Otomys* forms known from some East African mountains.

Material studied

Nigeria: Chappal Waddi, Gotel Mts (1900 m): SMNS No. 41336, male, skin and skull, 23 March 1988; Gangirwal, Gotel Mts (2300 m): SMNS No. 41335, female, skin and skull, 17 March 1988; ZFMK No. 88.139, female, skin and skull, 18 March 1988; No. 88.140, female, skin and skull, 20 March 1988. All collected by G. Nikolaus.

Cameroon: Mt Oku (2100 and 3000 m): ZFMK No. 69.218, female, skin and skull, 28 January 1967, coll. by M. Eisentraut; MNHN No. 1980-60, female and No. 1981-1370 (could not be retrieved in the collection), both skin and skull, November 1976, coll. by H. Lamotte. All determined as *O. irroratus burtoni.* — Mt Cameroon (2300—4000 m): SMNS Nos 5511 to 5513, 6479/80, all skin and skull, 1954 and 1957/58, coll. by M. Eisentraut. All determined as *O. irroratus burtoni.*

Kenya/Uganda: Mt Elgon (up to 4300 m): MNHN Nos 1933.2758 to 1933.2760, 1933.2762 to 1933.2766, all skin and skull, 1933, all collected by “mission de l’Omo”. All determined as *O. tropicalis elgonis.* BMNH No. 10. 4. 1. 83, skin and skull, 23 November 1909, coll. by R. Kemp, determined as *O. tropicalis elgonis*; BMNH No. 66.3813, skin and skull, 22 February 1959, coll. AC Brooks. Determined as *O. barbouri.*

Tanzania: Mbizi forest, Ufipa plateau east of Umbawanga: BMNH No. 58.355, male, 9 July 1957; BMNH No. 58.356, male, 9 July 1957; BMNH No. 58.358, female, 8 July 1956; Poroto

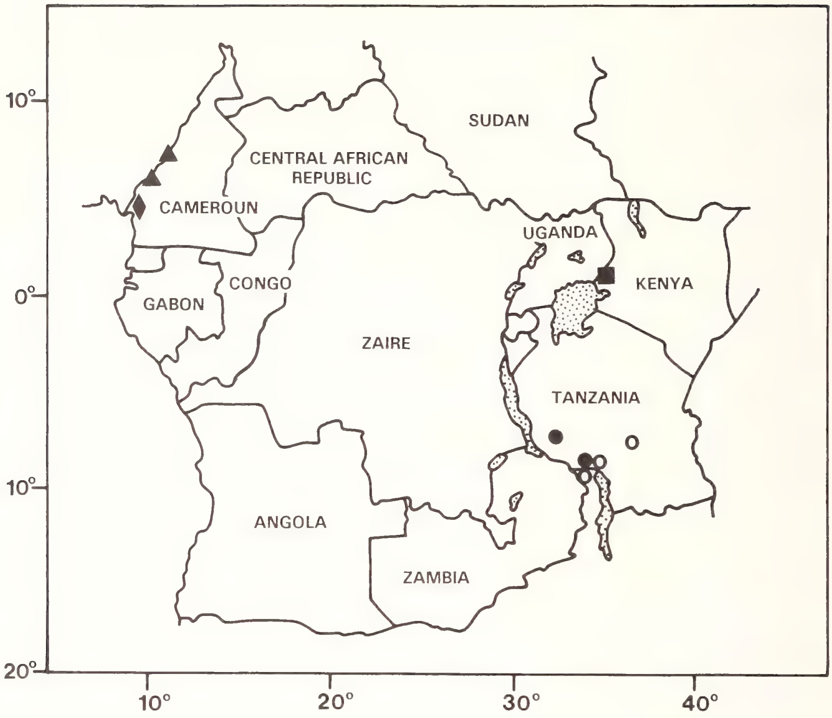

10°
0°
10°
20°
10°
20°
30°
40°
SUDAN
CENTRAL AFRICAN REPUBLIC
CAMEROUN
UGANDA
KENYA
GABON
CONGO
ZAIRE
TANZANIA
ANGOLA
ZAMBIA

Fig. 1: Distribution map of: ◆ *Otomys irroratus burtoni*, ▲ *Otomys occidentalis*, ■ *Otomys barbouri*, ● *Otomys lacustris* (specimens studied) and ○ *Otomys lacustris* (data from literature).

Gazetteer of Collecting Places

Locality	Country	Coordinates	Altitude (m)
Cameroon Mt	Cameroon	04° 04' N 09° 07' E	2260
Chappal Waddi	Nigeria	07° 01' N 11° 41' E	1900
Dabaga	Tanzania	08° 07' S 35° 55' E	1829
Elgon Mt, south face	Kenya	01° 09' N 34° 35' E	3353
Gangirwal	Nigeria	07° 02' N 11° 42' E	2300
Igale	Tanzania	09° 03' S 33° 25' E	1829
Ilolo	Tanzania	09° 10' S 33° 35' E	1402
Kaburomi	Uganda	01° 14' N 34° 31' E	3200
Madangi	Uganda	01° 10' N 34° 29' E	
Madehani	Tanzania	09° 20' S 34° 01' E	2134
Mbizi	Tanzania	07° 52' S 31° 41' E	
Mugesse Hill	Malawi	09° 39' S 33° 33' E	1888
Oku Mt	Cameroon	06° 12' N 10° 32' E	2300/3000
Poroto Mtns	Tanzania	09° 00' S 33° 45' E	2286
Tandala	Tanzania	09° 23' S 34° 14' E	1524

Mts, east of Mbeya (2300 m): BMNH No. 58.363, male, 23 October 1956. All skin and skull, coll. by L. D. Vesey Fitzgerald and determined as *O. anchietae lacustris.*

A list of localities is provided with Fig. 1.

Abbreviations: BMNH: British Museum (Natural History), London; MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge/Mass.; MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Results

The first examination of some tooth characters of the Nigerian specimens (and those from Mt Oku) proved a deeply grooved I^1 and I_1 besides laminae number of eight (5 skulls) and seven (one skull) in M^3. So they were provisionally considered as *O. irroratus burtoni* following Eisentraut (1963, 1973), although the M_1 was not examined. In *O. irroratus,* the most widespread species (Cameroon to South Africa) of the genus, this molar constantly has four laminae. Van der Straeten examining the M_1 of the Mt Oku specimens somewhat later, noticed five laminae (in one mandible even six), a number which was already mentioned by Petter (1982) and which then also could be confirmed for the specimens from Nigeria.

The laminae number of the first lower molar — together with the tooth characters already mentioned and some others — is one of the most important and constant characters of the genus *Otomys* and of fundamental importance for identification. Thomas (1918) created the subgenera *Anchotomys* and *Lamotomys* because of their laminae numbers in M_1. So our finding that the specimens from Mt Oku and Gotel Mts could not be *O. irroratus* led to the conclusion that a second species occurs in Cameroon and Nigeria.

Petter (1982) considered the specimens from Mt Oku as *O. irroratus* and as further evidence for a polymorphic species. Of the six specimens whose molars are shown in his fig. 1 only two belong to *O. irroratus* (D and F), one (E) to *O. barbouri* and three (A, B, C) to the new species described below. Besides, in his fig. 1 A he drew a specimen from Mt Oku (ZFMK 69.218) which was erroneously labelled as collected on Mt Cameroon. Before we describe the new species and compare it with other *Otomys* forms we like to point out the relationship of East African *O. lacustris* and *O. barbouri.*

O. lacustris from southwest Tanzania was described by Allen & Loveridge (1933) as a subspecies of the Angolan *O. anchietae*, Bocage 1882. The determining factor was the first lower molar, showing five laminae in both forms. *O. anchietae*, however, is much bigger, the biggest species of the genus, having different proportions than *lacustris.* Due to its M_1-strucutre it could have close relationship to *lacustris*, and so Thomas' (1918) integration of both species in the subgenus *Anchotomys* could be justified.

After examination of specimens in the British Museum, Van der Straeten came to the conclusion that *O. lacustris* must be considered as a separate species and no longer as a subspecies of *anchietae.* Another form from Mt Elgon whose M_1 consists of five laminae was described as *O. barbouri* by Lawrence & Loveridge (1953). These authors already drew attention to the great differences between *O. anchietae* and *O. barbouri.* Misonne (1974) considered *lacustris* and *barbouri* as subspecies of *O. anchietae.* With the discovery of a further form with five laminae in M_1 in Cameroon

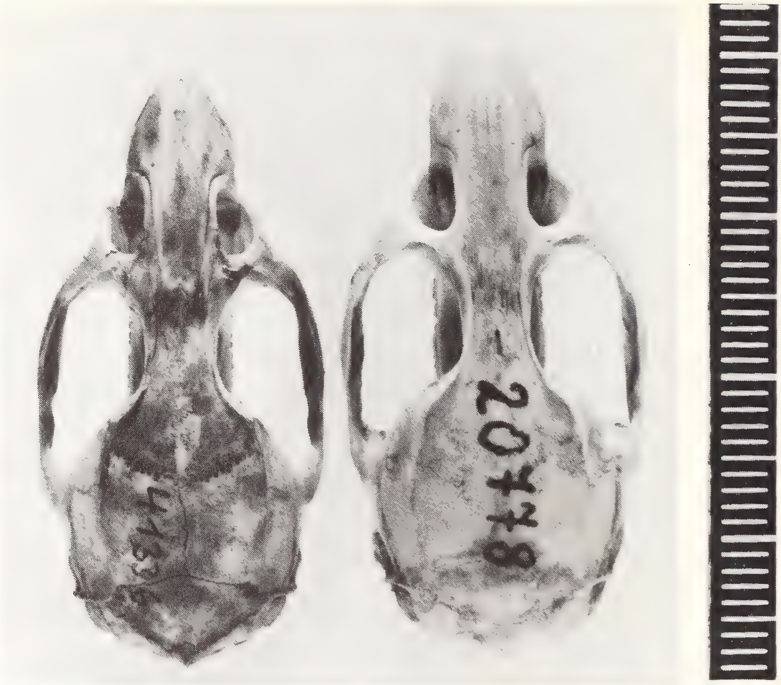


Fig. 2: *O. occidentalis*, holotype (left) and *O. irroratus* showing the different size of skulls and difference in breadth and angle of nasals.

and Nigeria the question arises whether it is closely related to *O. lacustris* and *O. barbouri*.

Description

Otomys occidentalis n. sp.

Holotype: SMNS 41336, skin and skull of an adult male, collected 23 March 1988 by Gerhard Nikolaus at Chappal Waddi, Gotel Mts, southeast Nigeria.

Etymology: Because of the extreme western distribution the name *occidentalis* appears well-fitting.

Diagnosis: Till now smallest species of the genus. Colouration of dorsal side brown (Mt Oku) to blackish brown (Gotel Mts). Nasals small with a distinct angle and relatively small surface in the rostrate part. Laminae number in M_1 five, in M^3 mostly eight.

Description: Pelage: In both localities colouration of the upper side is different. Those from Mt Oku are slightly reddish over a brown ground colouration. The sides are somewhat lighter due to more yellowish-tipped hairs. The underfur is silky glossy and of blackish grey colouration. Specimens of Mt Gotel are clearly darker with only a few reddish hairs among the blackish-brown ground colouration which is a little bit lightened up by yellowish-tipped hairs. Length of hairs in the middle of the back

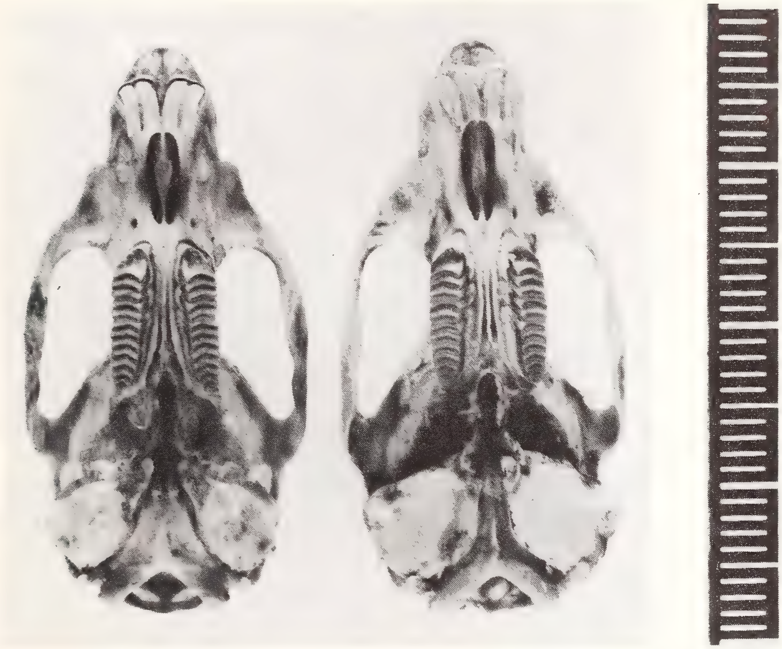


Fig. 3: *O. occidentalis*, holotype (left) and *O. irroratus*. Both skulls of same total length showing the difference in size of the auditory bullae and breadth of the basioccipital.

is between 20—27 mm (20—35 mm in *barbouri*). Ventral pelage: Here as well specimens from Mt Oku are lighter and more brownish than the darker ones from the Gotel Mts. In both localities the tails are bicoloured, above darker, below lighter. Hindfeet: Mt Oku specimens show a brownish ground colouration with a fine lighter speckling; Gotel Mts specimens show a blackish ground colouration with a fine lighter speckling.

Comparisons of pelage: *O. occidentalis* vs. *O. barbouri*: The *barbouri* type series described in detail by Lawrence & Loveridge (1953) and specimens in the Paris Museum correspond in their dark colouration with those of the Gotel Mts. Hair length is longer in *barbouri* (20—35 mm). *O. occidentalis* vs. *O. irroratus burtoni*: the upper side of the latter is much lighter due to the greater number of hairs with yellowish or light brown tips. The same is true when the colouration of the ventral pelage and the hindfeet is compared.

External and skull measurements and other characters (see Tables 1 and 2): As far as can be concluded from measurements of only five adult specimens, *O. occidentalis* appears to be the smallest species of the genus. *O. irroratus burtoni* is clearly bigger and has larger ears than *O. occidentalis* (24 vs. 20 mm).

Skull: Apart from the (overlapping) skull measurements there are some distinctive characters:

1. The number of laminae in M_1: five in *occidentalis* (as in *barbouri* and *lacustris*), see fig. 4, and four in *irroratus*.

2. M^3 has mostly eight laminae in *occidentalis*, in *barbouri* eight and seven, in *irroratus burtoni*, however, mostly seven and never eight (Fig.3).

3. The nasals (Fig. 2) are essentially smaller in *occidentalis* than in *irroratus*, particularly because of their lower breadth (6.35 vs. 6.98) and their smaller surface in the distal part. Another difference can be seen from above at the outline of the nasals: in *occidentalis* the narrow posterior part of the nasals changes into the broader anterior part with a distinct angle. In *irroratus*, however, there is a gradual transition from narrow to broad. This character also exists in *O. barbouri* and was emphasized by Lawrence & Loveridge (1953): "the anterior half of the nasals is scarcely bent down and moderately broad with a distinct angle from broad to narrow parts". So the shape of the nasals is evidently a character of the *lacustris* species-group. The greatest breadth of nasals in *barbouri* (6.71 mm) is relatively low when compared to skull length.

4. The bullae in *occidentalis* are remarkably smaller and less voluminous than in *irroratus burtoni*. *O. barbouri* and *O. lacustris* also have relatively small bullae (Table 3 and Fig. 3).

Table 1: Measurements and characters of all available specimens of *O. occidentalis*. MNHN 1980-1371 and ZFMK 88.140 are subadult and were not included for calculation of average measurements.

	Mount Oku (Cameroon)			Gotel Mountains (Nigeria)			
	ZFMK 69.218	MNHN 1980-60	MNHN 1981-1370 (Petter 1982)	SMNS 41335	SMNS 41336 Holotype	ZFMK 88.139	ZFMK 88.140
HBL (Head and body length)	141			131	160	138	127
TL (Tail length)	68.5			88	80	75	69
TL in %	49			67	50	54	54
HFL (Hindfoot length) + claw	24	25.1		28	29	26	28
EL (Ear length)	20			18	22	19	20
Weight (g)	88			69	74	78	55
Gr. length of skull	36.0	34.1	28.2	34.3	36.9	—	32.7
Interorbital breadth	4.32	4.02	4.3	4.41	4.43	4.35	4.38
Nasalia, greatest breadth	6.18	6.00		6.25	6.57	6.39	6.17
Upper Molar row	8.50	8.31		8.76	9.62	8.75	8.45
M^3 length	4.90	4.6		5.01	5.11	4.7	4.5
Lower molar row	8.3	7.90		7.94	8.70	7.75	7.50
Bullae length	7.4	7.3		—	7.5	—	7.5
gr. breadth	14.4	15.5		14.1	15.0	—	14.3
M^1 breadth	2.25	2.40		2.30	2.40	2.35	2.30
I^1/I_1 (grooves)	1/1	1/1		1/1	1/1	1/1	1/1
M_1 (laminae)	5/6	5	5	5	5	5	5
M^3 (laminae)	8	8	7	8	8	7	8

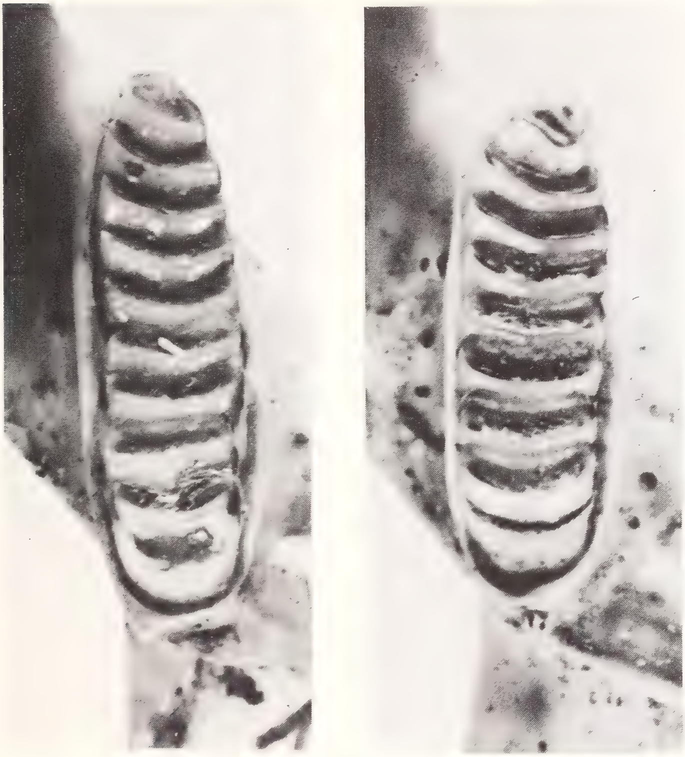


Fig. 4: Right lower molar row of *O. occidentalis*, holotype (left) and of *O. irroratus*. M_1 has five laminae in *occidentalis* and four in *irroratus*.

5. Seen from the side the skull is flattened and slightly depressed in the posterior frontal region, both in *occidentalis* and *barbouri*. In *irroratus*, however, it is evenly arched.

Ecological notes: The specimen collected by Eisentraut (1968, 1973) lived in a sparse mountain forest (lockerer Montanwald) on Mt Oku. Petter (1982) gives "prairie d'altitude (3000 m)" for the specimens collected by M. Lamotte on Mt Oku. G. Nikolaus noted in his collecting list for the three Gangirwal specimens "Farn-Grasland" (grassland with ferns) and for the fourth specimen from Chappal Waddi "Grasige Lichtung im Wald" (grassy clearing in forest). A female from Gangirwal had two embryos (1/1) in March 1988.

Discussion

Together with the material from the Gotel Mts the specimens from West Cameroon were re-examinated and the existence of two good species could be shown. Eisentraut (1968, 1973) who collected and recorded the first specimens of the new taxon, already noticed differences but provisionally allocated them to the form known from Mt Cameroon.

Table 2: Comparison of external and skull measurements and of tooth characters of adults of the three species probably closely related: *O. lacustris*, *O. barbouri* and *O. occidentalis*. Further the differences between both species occurring in Cameroon and/or Nigeria *O. occidentalis* and *O. irroratus burtoni* can be seen. All skull measurements were taken by the authors. External measurements were made by the collectors. Measurements of hindfeet in *lacustris*, some *barbouri* and *irroratus burtoni* were made by the authors on the dry skin because of lacking or evidently wrong notes on the labels.

	O. lacustris		*O. barbouri*		*O. occidentalis*		*O. irroratus burtoni*	
HBL (Head and body length)	158	(150 −165) n4	166	(138 −190) n6	143	(131 −160) n4	156.5	(145 −167) n6
TL (Tail length)	102.5	(90 −110) n4	85	(76 − 99) n5	78	(68.5 − 88) n4	78	(75 − 84) n6
TL in %	65		51		56		50	
HFL (Hindfoot length) + claw	30.6	(30 − 31) n4	28.6	(26 − 30.5) n5	28	(24 − 29) n4	30.5	(29 − 32) n4
EL (Ear length)	21	(20 − 22) n4	20.7	(19 − 23) n4	19.8	(18 − 22) n5	24	(22 − 26) n6
Weight (g)	—		—		77	(69 − 88) n4	90	(71 −105) n3
Gr. length of skull	38.3	(36.8 − 39.85) n2	37.0	(35.0 − 39.0) n5	35.7	(34.3 − 36.9) n3	37.2	(35.9 − 38.3) n5
Interorbital breadth	4.35	(4.05− 4.75) n4	4.27	(4.00− 4.65) n6	4.38	(4.32− 4.43) n4	4.35	(4.2 − 4.7) n6
Nasalia, greatest breadth	6.35	(5.75− 7.0) n4	6.71	(6.1 − 7.4) n6	6.35	(6.18− 6.57) n4	6.98	(6.61− 7.30) n4
Upper molar row	8.50	(8.40− 8.70) n4	8.77	(8.30− 9.20) n6	8.88	(8.50− 9.62) n4	9.06	(8.9 − 9.2) n4
M^3 length	4.4	(4.3 − 4.5) n4	4.76	(4.50− 5.05) n6	4.93	(4.7 − 5.1) n4	4.60	(4.4 − 4.7) n4
Lower molar row	8.20	(8.00− 8.40) n3	8.13	(8.00− 8.40) n6	8.17	(7.75− 8.70) n4	8.22	(8.1 − 8.3) n4
Bullae length	7.0	n1	6.92	(6.65− 7.35) n6	7.45	(7.4 − 7.5) n2	8.9	(8.7 − 9.1) n4
gr. breadth	14.6	(14.5 − 14.65) n2	14.5	(13.95− 15.05) n6	14.5	(14.1 − 15.0) n3	14.4	(14.0 − 14.9) n5
M^1 breadth	2.23	(2.20− 2.30) n4	2.43	(2.20− 2.60) n6	2.33	(2.25− 2.40) n6	2.42	(2.34− 2.49) n4
I^1/I_1 (grooves)	1/1	n11	1/1	n8	1/1	n6	1/1	n5
M_1 (laminae)	5	n11	5	n8	5 (6)	n7	4	n5
M^3 (laminae)	6 (n8); 7 (n3)		8 (n3); 7 (n5)		8 (n5); 7 (n2)		7 (n4); 6 (n1)	

Petter (1982) also observed the differences in the number of laminae but interpreted this as polymorphism within one species: *O. irroratus*. It was already mentioned that Petter must have confounded some skulls. In his figs 1 and 2 he combined the molars of three different species to prove the variability of *O. irroratus*. For this purpose he used skulls of *O. irroratus* collected by Dieterlen in the Kivu highland west of Lake Kivu and quoted a "Mont Kivu" and a locality of 4000 m altitude (instead of 3000 m), both not existing. In fig. 1D he depicted an M^3 with nine laminae, without testing whether this number could be typical for *O. irroratus* from Kivu. In fact Dieterlen (1968) did not find this character when examining 34 skulls; in another recent examination of 126 skulls from the same region he found only 3 specimens (2 %) with a ninth lamina, but 113 (90 %) had eight and 10 (8 %) had seven laminae.

Verschuren et al. (1983), examining 104 skulls from the Parc National des Virungas (Zaïre), could not find a single specimen with nine laminae and only 18 with eight laminae, but 86 (85 %) with seven laminae.

O. irroratus surely is a widely distributed species with many geographical forms and with certain variable characters according to locality and population. But in the absence of exact knowledge of its forms little can be said about its taxonomic status.

The record of the new species *O. occidentalis* from Mt Oku and the Gotel Mts and its close relationship to East African forms, *O. barbouri* from Mt Elgon and *O. lacustris* from some Tanzanian mountains, is another proof of the disjunctive montane distribution in tropical Africa. The distribution pattern of this "*lacustris*-group" is comparable to that of *O. irroratus* and *O. typus* and another indication of a continuous occurrence of these forms during a former climatic period.

Acknowledgements

For help in the collection and for loan of material we are indebted to Miss Jean Ingles (BMNH London), to Dr. Michel Tranier (MNHN Paris) and to Dr. Rainer Hutterer (ZFMK Bonn). For the photographs we thank Frau Rotraud Harling (SMNS Stuttgart).

Zusammenfassung

Die 1988 in den Gotel Mts/Nigeria gesammelten Stücke von *Otomys*, die gleichzeitig den Erstnachweis für dieses Land und das westlichste Vorkommen der Gattung darstellen, wurden mit den früheren Funden aus West-Kamerun verglichen. Es zeigte sich, daß die Verbreitung von *O. irroratus burtoni* auf den Kamerunberg beschränkt zu sein scheint und daß die Stücke vom Mt Oku mit den neuen Funden aus Nigeria konspezifisch sind und einer neuen Art, *O. occidentalis*, angehören, die in dieser Arbeit beschrieben wird. Sie scheint mit *O. barbouri* und *O. lacustris* aus Gebirgen Ostafrikas näher verwandt zu sein.

References

Allen, G. M. & A. Loveridge (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. II. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 75: 47—140.

Ash, J. S. & F. Dowsett-Lemaire (1989): The Nigerian Conservation Foundation expedition to eastern Nigeria, 1988: itinerary and recommendations, pp. 1—5. — In: Dowsett, R. J. (ed.): A preliminary natural history survey of Mambilla Plateau and some lowland forests of eastern Nigeria. Tauraco Research Report 1: 1—56.

Dieterlen, F. (1968): Zur Kenntnis der Gattung *Otomys* (Otomyinae; Muridae; Rodentia). Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen. — Z. Säugetierk. 33: 321—352.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin.

Eisentraut, M. (1968): Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 1—14.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltiere von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428.

Lawrence, B. & A. Loveridge (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. I. Mammals from Nyasaland and Tete. With notes on the genus *Otomys*. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 110: 3—80.

Misonne, X. (1974): Part 6, Order Rodentia, main text, pp. 1—39. — In: J. Meester & H. W. Setzer (eds): The mammals of Africa: An identification manual. Washington (Smithsonian Institution Press).

Nikolaus, G. & R. J. Dowsett (1989): Small mammals collected in the Gotel Mts and on the Mambilla Plateau, eastern Nigeria. pp. 42—47. — In: Dowsett, R. J. (ed.): A preliminary natural history survey of Mambilla Plateau and some lowland forests of eastern Nigeria. Tauraco Research Report 1: 1—56.

Petter, F. (1982): Les parentés des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) et des autres formes rapportées à *O. irroratus* (Brants, 1827) (Rodentia, Muridae). — Bonn. zool. Beitr. 33: 215—222.

Thomas, O. (1918): A revised classification of the Otomyinae, with description of new genera and species. — Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 9, 2: 203—211.

Verschuren, J. E., E. Van der Straeten & W. N. Verheyen (1983): Rongeurs. Exploration du Parc National des Virunga. — Mission F. Bourlière et J. Verschuren 4: 1—121.

Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1, Germany. — Dr. E. Van der Straeten, Departement Biologie, Universiteit Antwerpen, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 393—414	Bonn, Oktober 1992

Small mammals from forest islands of eastern Nigeria and adjacent Cameroon, with systematical and biogeographical notes

R. Hutterer, F. Dieterlen & G. Nikolaus

Abstract. 26 species of insectivores, bats and rodents are recorded from the Gotel Mts and the Mambilla Plateau in eastern Nigeria and adjacent Cameroon. These mountain ranges carry relict forests representing distribution islands for many vertebrate species. 8 species of mammals are recorded for the first time from Nigeria, one bat from Cameroon, and a new subspecies of *Praomys hartwigi* is described. The taxonomic status of several forms is discussed and full species rank is proposed for *Sylvisorex camerunensis*, *Hylomyscus grandis* and *Lophuromys eisentrauti*. The insectivore and rodent faunas of nine mountain areas within the Cameroon Mountains system are analyzed and the result is presented in the form of an area cladogram.

Key words. Mammalia, Insectivora, Chiroptera, Rodentia, fauna, systematics, biogeography, forest islands.

Introduction

The forested mountains of south-eastern Nigeria and adjacent Cameroon are little-known geographical areas, particularly with respect to the mammal fauna. As the north-western extension of the Cameroon Mountains chain they form a unique geographical zone within Nigeria; the only other part of this system are the Obudu Mountains further south. During a 1988 Nigerian Conservation Foundation survey of the bird faunas (see Dowsett 1989) of some of these forested mountains, one of us (G. Nikolaus) also collected and observed small mammals in the Gotel Mountains. Although the collection is small in number it contains valuable new information and adds a number of species to the current list of mammals known to occur in Nigeria (Happold 1987).

In a hasty report R. J. Dowsett (1989) published our preliminary determinations of the new material, under authorship of "Nikolaus & Dowsett". We regret this action because almost half of the species names given by us in correspondence were tentative and not considered for publication before the identification work had been properly completed. To us now remains the unpleasant duty of correcting these misidentifications, for the publication of which we refuse any responsability.

The aim of this paper is (1) to present a more solid list of small mammal species obtained in eastern Nigeria, (2) to discuss some systematical problems and conclusions to which the first two authors came during their studies of Cameroon mammals, and (3) to give a zoogeographical comparison of the insectivores and rodents of the Cameroon Mountains Arc.

Description of the study site

The aims of the 1988 bird survey have been outlined by Ash & Dowsett-Lemaire (1989), and the geographical setting was fully described by Dowsett-Lemaire (1989). The expedition visited two principal areas, the Gotel Mountains and the Mambilla Plateau. Both are close to the border in south-eastern Nigeria and partially extend into Cameroon.

The Gotel Mts are mainly covered by montane grassland, with some narrow strips of montane scrub along streams and a few patches of forest up to 2300 m. There is a peak at 2420 m and a forest of c. 46 sq. km on the north-east side of Gangirwal spur, at 1400 to 2250 m. Other forested slopes, often inaccessible, occur in some places at lower altitudes. Localities where mammals have been obtained are Gangirwal (14—20 March 1988), and Chappal Waddi (20—24 March).

The Mambilla Plateau rises from 500 to 1500 m in the north over a distance of 5 km. On its eastern side it is flanked by the Gotel Mts. Much of the plateau consists of overgrazed rolling montane grassland. Small patches of forest have survived here and there (Njawai, Yelwa: 28—30 March). At the edge of the western escarpment is the Ngel Nyaki Forest Reserve at c. 1650 m with 4.5 sq. km of good forest. Another small forest (c. 3 sq. km) exists at the eastern edge of the escarpment at Leinde Fadali (25—27 March), and some riverine forest at Jauro Masali, in Cameroon (12—13 March).

The principal localities are listed below; all are in Nigeria except for Jauro Masali, which is in Cameroon.

Gotel Mts	
Chappal Waddi, 1600—1900 m	[07° 01’ N, 11° 41’ E]
Gangirwal, 1950—2419 m	[07° 01’ N, 11° 42’ E]
Mambilla Plateau	
Leinde Fadali, 1250—1700 m	[06° 58’ N, 11° 36’ E]
Njawai, 1500—1650 m	[06° 55’ N, 11° 34’ E]
Yelwa, 1500—1650 m	[07° 04’ N, 11° 05’ E]
Jauro Masali, 1300—1400 m, Cameroon	[06° 20’ N, 03° 25’ E]

Material and Methods

During the ornithological survey a limited amount of collecting was carried out by Nikolaus using 30—40 snap-traps per night. The traps were usually set five meters apart in forest, open grassland, and bushy thickets with ferns or other attractive sites. The traps were baited with roasted peanuts and checked early in the morning and late in the evening. Most mammals were skinned in the field, some were preserved in liquid. Weight (g) and external measurements (mm) were taken in the field; they include head and body length, tail length, hindfoot length including ungues, and ear length. Skull measurements were taken with calipers with an accuracy of 0.05 mm. All specimens mentioned are stored either in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), or in the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS). For the purpose of comparison and identification we also made intensive use of the collections of Cameroon mammals stored in these two institutions. We analyzed our distributional data (presence or absence based on a voucher specimen) with the PAUP program of Swofford (1990) and compared the small mammal faunas of one real island (Bioko) and eight continental "forest islands", all belonging to the Cameroon Mountains chain. For the analysis we selected only faunas for which (1) a reasonable set of information was available, and (2) which we studied ourselves. We compared only two groups, Insectivora and Rodentia; we are familiar with them and are confident that our systematic treatment is chiefly correct.

Species records and systematic notes

Insectivora: Soricidae

Sylvisorex megalura (Jentink, 1888)
1 ♂ (ZFMK 88.90) from Chappal Waddi, 1900 m, on clearing in forest. The specimen represents the second locality record from Nigeria, the first being Afon in the south-western part of the country (Hutterer & Happold 1983). However, this long-tailed shrew is common even further north of the Gotel Mts on the Adamaoua Plateau (Hutterer & Joger 1982).

Measurements: Weight 4.8; head and body 60; tail 68; hindfoot 15; ear 7. Condylo-incisive length 17.6; maxillary breadth 5.4; greatest width 7.8; upper toothrow length 7.4.

Sylvisorex camerunensis Heim de Balsac, 1968, new rank
3 ♂, 2 ♀ (ZFMK 88.85−89) from Gangirwal at 2300 m. This is a new record for Nigeria of a species previously known only from two localities in Cameroon, Mt Oku and Lake Manenguba (Heim de Balsac 1968). Its has been suggested earlier (Hutterer et al. 1987) that *Sylvisorex granti camerunensis*, as it was originally described, differs from the East African *granti* on the species level, and the new material from Nigeria supports this view. *S. camerunensis* averages larger in skull measurements, has a slenderer rostrum and a larger upper M3. All these differences were already included in the figures and descriptions of Heim de Balsac (1968). We now formally propose full species rank for the populations of the Cameroon Mountains. They are isolated from true *S. granti* by some 2100 km of lowland forest and savanna.

Measurements of ZFMK 88.85−86, ♂ & ♀: Weight 5.5, 4.9; head and body 60, 60; tail 61, 61; hindfoot 14, 13; ear 10, 9. Condylo-incisive length 17.6, 17.9; maxillary breadth 5.4, 5.6; greatest width 8.2, 8.5; upper toothrow length 7.5, 7.7.

Sylvisorex ollula Thomas, 1913
1 ♂ (ZFMK 88.91) from Chappal Waddi, 1900 m. A rather unexpected new record for Nigeria. This relatively large shrew has its main distribution in the lowland forest of southern Cameroon, Gaboon and Zaire. Previously, the northernmost record from Cameroon was from the foot of Mt Cameroon (Heim de Balsac 1959). The new specimen from the Gotel Mts therefore leaves a large distributional gap which eventually may be filled in by future collecting in the forests of the Bamenda Plateau.

Measurements: Weight 30; head and body 100; tail 64; hindfoot 19; ear 10. Condylo-incisive length 26.6; maxillary breadth 7.6; greatest width 11.9; upper toothrow length 11.8.

Crocidura attila Dollman, 1915
1 ♀ (ZFMK 88.92) from Chappal Waddi, 1900 m. Another new species record for Nigeria. This small shrew is common throughout Cameroon and was therefore likely to occur.

Measurements (very young female): Weight 5; head and body 62; tail 45; hindfoot 13; ear 8. Condylo-incisive length 18.6; maxillary breadth 5.8; upper toothrow length 8.5.

Crocidura olivieri (Lesson, 1827)
1 ♂ (ZFMK 88.93) from Gangirwal, 2300 m. The animal was collected in forest near a rocky stream. It represents the subspecies *bueae* which has small body dimensions and a blackish colour. It is common all along the Cameroon Mountains chain.

Measurements: Weight 33; head and body 118; tail 75; hindfoot 22; ear 8. Condylo-incisive length 29.6; maxillary breadth 9.3; greatest width 12.3; upper toothrow length 13.1.

Chiroptera: Pteropodidae

Rousettus angolensis (Bocage, 1898)
1 ♂ (ZFMK 88.94) was caught along the forest edge at Leinde Fadali, 1700 m. The species is uncommon but widely distributed in Nigeria, where it occurs in rocky habitats in the rainforest zone and in relict forest in the savanna zone (Happold 1987).

Measurements: Weight 85; head and body 125; tail 10; tibia 34; ear 23; forearm 81.

Epomops franqueti (Tomes, 1860)
1 ♀ (SMNS 41337) was netted along with *Rousettus angolensis* at a forest edge near Leinde Fadali. The species has a wide distribution and is probably not uncommon in Nigerian forests.

Measurements: Weight 74; head and body 126; tibia 30; ear 24; forearm 82.

Micropteropus pusillus (Peters, 1867)
2 ♂ (ZFMK 88.95; SMNS 41338), Jauro Masali (Cameroon), 1300 m. A group of eleven bats was netted at dusk in a gallery forest, perhaps as they were leaving a roosting site. Some females carried juveniles. This is a common species throughout the Guinea and derived savanna.

Measurements of two males: Weight 31, 35; head and body 83, 91; tibia 24, 24; ear 16, 16; forearm 51, 54.

Chiroptera: Rhinolophidae

Rhinolophus simulator K. Anderson, 1904
1 ♂ (ZFMK 88.99), Chappal Waddi, 1900 m, 1 ♀ (ZFMK 88.100), Gangirwal, 2300 m. Caught along small forest streams. In Nigeria, this highland species in only known from the Jos Plateau (Happold 1987), while it is rather common in the Cameroon highlands.

External measurements of male and female: Weight 12.5, 10.5; head and body 56, 55; tail 26, 22; tibia 20, 20; ear 21, 21; forearm 49, 49.

Chiroptera: Hipposideridae

Hipposideros ruber (Noack, 1893)
2 ♀ (ZFMK 88.96—97), Jauro Masali, 1300 m, 1 ♀ (ZFMK 88.98), Gangirwal, 2300 m, 2 ♀ (SMNS 41339—40), Chappal Waddi, 1900 m. Five specimens were collected in highland and gallery forest near small streams. All were pregnant females. In Nigeria this species is not common but widely distributed in the forest and Guinea savanna zone.

Measurements of 5 ♀ (means and variation): Weight 11.7 (11.5—12.0); head and body 56.6 (52—60); tail 33.8 (33—35); tibia 21.8 (21—22); ear 16.2 (15—17); forearm 53 (52—54).

Chiroptera: Vespertilionidae

Eptesicus capensis (A. Smith, 1829)
1 ♀ (SMNS 41342) of this species was collected over a small forest stream at Chappal Waddi, 1900 m. Bergmans (1977) recorded it from Pandam, Nigeria, and Happold (1987) added two further localities in the southern rainforest zone of the country. There are also two records from Cameroon (Hutterer & Joger 1982).

Measurements: Weight 6.0; head and body 35; tail 30; tibia 11; ear 13; forearm 28. Greatest length of skull 13.2.

Pipistrellus kuhlii (Natterer, 1817)
2 ♂ (SMNS 41343, 41344), Gangirwal, 15 March 1988. These are the first specimens from Nigeria and another record from this geographical region since Eisentraut collected two of these bats at Lake Oku in the Banso Highlands, Cameroon (Hill 1968). The specimens from Nigeria were compared with the ones reported by Hill and, like these, are dark brown in colour with no traces of a white wing margin and in this respect are rather similar to *Pipistrellus eisentrauti*. However, in their smaller external and skull measurements as well as in details of the dentition they fully agree with West African *kuhlii* described by Hill (1968, 1982) from Cameroon and Liberia. From the smaller *P. eisentrauti bellieri* (De Vree 1972), the West African *kuhlii* differs by larger forearm measurements and by bicoloured ventral hairs.

Measurements: Weight 7, 7.2 g; length of forearm 35, 34; head and body length 49, 49; tail 31, 32; hindfoot 14, 14; ear 14, 14. Skull of SMNS 41343: Greatest length 13.4; condylocanine length 12.2; zygomatic width 8.7; least interorbital width 4.0; width of braincase 6.9; mastoid width 7.6; c1—c1 4.15; m3—m3 5.8; c—m3 4.6; length complete mandible from condyle 9.4.

Miniopterus schreibersii (Kuhl, 1819)
1 ♀ (SMNS 41341) carrying 1 embryo, from Jauro Masali (Cameroon). This bat has been recorded previously from the Cameroon Mountains by Eisentraut (1956, 1963, as *inflatus villiersi*), Hill (1968, as *schreibersii villiersi*), Hutterer & Joger (1982) and Fedden & Macleod (1986). Jauro Masali is close to the border with Nigeria and the species certainly occurs there as well, although it has not yet been listed for that country. The new specimen is small and light brown, and the hairs on the belly are

tipped with white. Specimens from Mt Oku, Mt Kupe, and particularly from Mt Cameroon (the material studied by Eisentraut and Hill) tend to be more blackish brown and uniformly coloured, although some specimens from Mt Oku and Mt Kupe show a slightly paler belly. In size of the forearm and the skull, however, they all are indistinguishable, and we therefore concur with Hill (1968) that they all represent *schreibersii.* (Happold 1987) listed only *Miniopterus inflatus* Thomas, 1903, for Nigeria as occurring "very localized at higher altitudes near the Cameroon border and on the Jos plateau." We assume that all Nigerian records represent *M. schreibersii* as well, and particularly a specimen quoted from Gembu (06° 42' N, 11° 16' E), a town which lies little north of the Mambilla Plateau.

Measurements of SMNS 41341: Weight 10; head and body 57; tail 45; ear 11; forearm 44. Greatest length of skull 14.6.

Chiroptera: Molossidae

Chaerephon ansorgei (Thomas, 1913)

1 ♂, 1 ♀ (SMNS 41351—52), Jauro Masali (Cameroon), 1300 m, and Leinde Fadali. This beautiful bat with a strongly contrasted dark throat is first recorded from Nigeria (Leinde Fadali) and the Mambilla Plateau now marks the westernmost corner of its range which is centered in East Africa (see map in Eger & Peterson 1979). Records from Cameroon include Mt Oku (Hill 1968), Waza, Mokolo (Eger & Peterson 1979), and Garoua (Smith et al. 1986), all but Mt Oku in the northern part of the country. This species was formerly listed under *Tadarida* (e. g. Koopman 1975) but Freeman (1981) subdivided the genus into three genera and included *ansorgei* in *Chaerephon*. Our first allocation of the specimens to *nigeriae*, followed by Dowsett (1989), was evidently wrong, as they do not show the characters of genus *Mops* in which *nigeriae* is currently included. The measurements of the new specimens are slightly larger than those of a specimen from Mt Oku, Cameroon (Hill 1968) but fit well within the range of measurements given by Eger & Peterson (1979).

Measurements: Weight 17.5, 18.5; head and body 68, 71; tail 33, 34; tibia 15, 16; ear 19, 20; forearm 47, 48. Greatest length of skull 19.1, 19.6.

Chaerephon major (Trouessart, 1897)

2 ♂, 6 ♀ (SMNS 41347—350, ZFMK 88.103—106), Yelwa, 1500 m; collected over a swamp in rocky grassland. These are probably the first vouchers for the occurrence of this bat in Nigeria. Nigeria was included in the distribution by Honacki et al. (1982) but Happold (1987), who referred to a paper by Bergmans (1977), stated that the Nigerian vouchers of "*major*" had been re-identified as *Mops condylura.* The new specimens are clearly *Chaerephon major* by the character "distinct separate lobe or lappet projecting between inner bases of ears" (Hayman & Hill 1971). Other features mentioned by Rosevear (1965) are also typical, such as pale spots on belly and throat, a forearm length of 42 to 44 mm, and the pattern of the upper M3 ("3rd leg at least half as long as the 2nd"). The range of the greatest length of the skull is slightly lower than that given by Rosevear (18.5—19.0). A character which does not fit very well is the palatal emargination. Compared to the type of *major*, as figured by Rosevear (1965: 324), the Nigerian specimens show a deeper anterior palatal gap

or notch which in some specimens reaches behind the posterior margin of the upper incisors.

It is noteworthy that the specimens were collected in rocky grassland; Rosevear (1965) also noted "rock crevices" as roosting sites, and Koch-Weser (1984) found colonies of this bat in flat rock crevices in the Sahel of Burkina Faso.

Measurements (n = 8): Weight 24.8 (23.5—28); head and body 67 (65—70); tail 31.5 (26—36); tibia 13.6 (13—14); ear 15.8 (14—17); forearm 42.6 (42—44). Greatest length of skull (n = 3) 17.9 (17.6—18.3).

Tadarida aegyptiaca (E. Geoffroy, 1818)
4 ♂ (ZFMK 88.101—102, SMNS 41345—46), Jauro Masali (Cameroon), 1300 m; collected while drinking at a river. This bats has a wide but spotty distribution, with few records from West Africa. In Nigeria it is known only from the Jos Plateau (Rosevear 1965, Happold 1987). The present specimens seem to be the first ones from Cameroon. They were initially misidentified as *Mops congica* (see Dowsett 1989) but external and cranial characters including the shape of the upper M3 point to *Tadarida aegyptiaca*. In measurements they agree well with a typical series from Egypt (Qumsiyeh 1985) but range near the upper limit of specimens reported from Sudan (Koopman 1975) and Nigeria (Happold 1987).

Measurements (n = 4): Weight 23.5 (22—25); head and body 77 (76—78); tail 41 (40—43); tibia 17 (16—18); ear 20.3 (20—21); forearm 53.8 (53—55). Greatest length of skull (n = 1) 21.3.

Rodentia: Muridae

Grammomys rutilans (Peters, 1876)
1 ♀ (SMNS 41324), Chappal Waddi. According to Happold (1987) the thicket-rat is fairly common in suitable habitats in southern Nigeria. However, it has not been found before in the geographical area studied by us. The Mambilla Plateau may be the northernmost occurrence of this forest rat within the Cameroon Mountains system. The next known locality further south is Mt Oku where Eisentraut procured a specimen (ZFMK 69.206) with which the young female from Chappal Waddi concurs in size and shape. *Grammomys rutilans* is often referred to genus *Thamnomys* and we (Hutterer & Dieterlen 1984) tentatively did so as well, but work in progress shows that it definitively does not belong to *Thamnomys* and is therefore shifted, albeit provisionally, to *Grammomys*.

Measurements: Weight 36 g; head and body length 117; tail 137; hindfoot 25; ear 17. Greatest length of skull 30.4; zygomatic width 15.7; least interorbital width 5.3; width of braincase 14.6; upper toothrow length 5.6.

Hylomyscus stella (Thomas, 1911)
1 ♂ (SMNS 41325), Gangirwal. This arboreal mouse is known from forest and secondary bush in southern Nigeria (Happold 1987), where it reaches its western distributional limit (Robbins et al. 1980). The single record from the Gotel Mts may represent one of the northernmost populations within Nigeria and Cameroon. In its measurements and skull morphology it agrees with specimens from further south in

the collections of the Bonn Museum. From the similar *Hylomyscus aeta* (Thomas, 1911) it is distinguished by a narrower and more slender skull, and by less pronounced supraorbital ridges. The specimen was compared with all forms of *Hylomyscus* kept in the Bonn Museum, including the subspecies *Hylomyscus aeta grandis* which Eisentraut (1969a) collected at Mt Oku, Cameroon. This study revealed that the type series of this taxon differs so much from typical *aeta* from southern Cameroon that we now conclude that *grandis* does not form part of *aeta* but instead represents a species of its own. In external measurements both are quite similar, but *grandis* has a larger and broader skull and considerably larger molars (crown length of upper molars 4.4—4.7 mm versus 4.0—4.3 in *aeta* from Cameroon).

Measurements of SMNS 41325: Weight 26 g; head and body length 97; tail 143; hindfoot 20; ear 16. Greatest length of skull 26.2; zygomatic width 12.8; least interorbital width 4.4; width of braincase 11.6; upper toothrow length 3.9.

Lemniscomys striatus (Linnaeus, 1758)

2 ♂ (SMNS 41333—34), Gangirwal, 1 ♀ (ZFMK 88.138), Jauro Masali (Cameroon), 1300 m; one caught in fern bush and one in gallery forest. A rather common species in Nigeria and Cameroon; known from nearby Mt Oku and the Adamaoua Plateau. These populations belong to the typical subspecies (Van der Straeten & Verheyen 1980).

Measurements (n = 3): Weight 36.8 (29.5—41); head and body length 107 (98—118); tail 124 (117—128); hindfoot 26.3 (26—27); ear 16.3 (16—17).

Lophuromys sikapusi (Temminck, 1853)

1 ♀ (SMNS 41328), Gangirwal. Only one specimen was caught in fern bush. It represents the typical *sikapusi* known from southern Nigeria and Cameroon (Dieterlen 1979, Happold 1987). It has also been found in owl pellet remains from the Adamaoua Plateau, north-east of the Gotel Mts (Hutterer & Joger 1982). Both localities are close to the northern border of the range in West Africa (see map in Dieterlen 1976: 10). The species does not vary much over large geographical distances; an exception is a dwarf form of Mt Lefo (Eisentraut 1975) which was named *Lophuromys sikapusi eisentrauti* by Dieterlen (1979). We have restudied the type material and compared it with specimens from Mt Cameroon, Rumpi Hills, Mt Kupe, Mt Oku, Gotel Mts, and the Adamaoua Plateau. The size differences between all these and the dwarfs of Mt Lefo are so pronounced (Figs 4, 5) that we now think that two species are involved. We therefore suggest to recognize the Mt Lefo population as a full species, *Lophuromys eisentrauti* Dieterlen, 1979.

Measurements of SMNS 41328: Weight 53.5; head and body length 119; tail 69; hindfoot 24; ear 17.

Mastomys sp.

1 ♂ 1 ♀ (ZFMK 88.131—132), Jauro Masali, 1300 m; 2 (SMNS 41326—27), Yelwa. All were collected in houses or within villages. A specific identification is not possible, as karyotypes have not been obtained. Morphologically, they are identical with specimens from Adamaoua Plateau reported as *Mastomys huberti* (Wroughton, 1908) by Hutterer & Joger (1982), and also with specimens from Mt Oku in the Bonn

Museum. Robbins & Van der Straeten (1989) described the rather distinctive *Mastomys verheyeni* from northern Cameroon and Nigeria; they also stated that two or three further occur in Cameroon. Our specimens belong to this yet unsolved species group.

Measurements: Weight 58.3 (54—66); head and body length 132.5 (124—140); tail 119 (110—132); hindfoot 26.8 (26—28); ear 19.3 (19—20).

Mus musculoides (Temminck, 1853)
1 ♂ 1 ♀, 1 indet. (ZFMK 88.134—135, SMNS 41332), Chappal Waddi, 1900 m. This pygmy mouse is common in grassland in the savanna zones but uncommon in the forest zone. Happold (1987) listed a large number of records from Nigeria under the name *minutoides*. We prefer to use *Mus musculoides*, the type locality of which is the Guinea Coast, West Africa. The type locality of *minutoides* is the Cape of Good Hope, South Africa, and we know of no convincing evidence that both forms are conspecific.

Measurements: Weight 5.2—6.9; head and body length 58—60; tail 50—54; hindfoot 15; ear 10—11. Greatest length of skull (n = 1) 18.5; upper toothrow length 3.2.

Mus setulosus Peters, 1876
2 indet. (ZFMK 88.133, SMNS 41329), Gangirwal, 2300 m, 2 ♂, 1 ♀ (ZFMK 88.136, SMNS 41330—31), Chappal Waddi, 1900 m, 1 ♂ (ZFMK 88.137), Yelwa, 1500 m. This slightly larger mouse has not been recorded from Nigeria before although it is common in the Cameroon Mountains, particularly in the southern ones (Eisentraut 1973). However, Hutterer & Joger (1982) reported it also from the Adamaoua Plateau where it probably lives in relict gallery forest. Three skins from Gangirwal are paler than specimens we have seen from southern Cameroon but concur well in external and cranial measurements. The two species of mice were not distinguished by Dowsett (1989) and the measurements given therein are composite.

Measurements: Weight 6.3—9; head and body length 62—73; tail 54—58; hindfoot 15—17; ear 10—12. Skull (n = 3): Greatest length 19.5—21.1; upper toothrow length 3.1—3.7.

Otomys occidentalis Dieterlen & Van der Straeten, 1992
Three specimens were caught in bushy grassland at Gangirwal (ZFMK 88.139—140; SMNS 41336) and one in a grassy clearing at Chappal Waddi (SMNS 41335). The genus *Otomys* is new to Nigeria. From the territory of Cameroon it was only known from Mount Cameroon and Mount Oku (Eisentraut 1973, Petter 1982), under the name *O. irroratus burtoni* Thomas, 1918. The Nigerian *Otomys* and the specimens from Mt Oku, Cameroon, represent a new species which is fully described by Dieterlen & Van der Straeten (1992).

Measurements: Weight 68.3 (55—78); head and body length 139 (127—160); tail 78 (69—88); hindfoot 27.8 (26—29); ear 19.8 (18—22).

Praomys cf. ***jacksoni*** (De Winton, 1897)
Chappal Waddi, 1900 m, 2 ♂, 2 ♀ (ZFMK 88.107—108, SMNS 41318—19); Jauro Masali (Cameroon), 1300 m, 1 ♂, 2 ♀ (ZFMK 88.109—110, SMNS 41323); Fadare

Forest, Leinde Fadali, 1 ♂ 2 ♀, 1 indet. (ZFMK 88.111—113, SMNS 41322); Yelwa, 1 ♀ (SMNS 41321); Njawai, 1 ♂ (SMNS 41317). This is a rare species in Nigeria; Happold (1987) plotted three localities close to the Jos Plateau. In Cameroon it is known from a few more places including Mamfe, Tinta, Genderu (Rosevear 1969), Mt Kupe, Rumpi Hills, Wum (Eisentraut 1973, 1975), and Adamaoua Plateau (Hutterer & Joger 1982). The identification of the Nigerian as well as Cameroon specimens must remain provisional. There are obvious differences between our West African sample and typical *jacksoni* from eastern Zaire (see measurements in Van der Straeten & Dieterlen 1991); the latter generally have smaller molars. But also within West Africa differences exist. The skulls of our sample from the Gotel Mts are smaller, although their molars are big, than examples from Adamaoua in the Bonn Museum. It is well possible that *Praomys viator* Thomas, 1911 (type locality: Panyam, Nigeria) represents a good species or subspecies; the holotype has an upper molar row length of 5.1 mm (Thomas 1911), which fits well with our sample. It belongs in the *jacksoni* group as is secured by the presence of a t3 in the first upper molar (Van der Straeten & Dieterlen 1987), and by the presence of seven palatal ridges, as is typical for that group (Eisentraut 1969). The West African species is capable of surviving in small strips of gallery forests, as has been also observed by Nikolaus near Njawai on Mambilla Plateau. This ability can easily lead to isolated populations and may explain the strange size variation observed in Cameroon and Nigeria.

Measurements (n = 9—10): Weight 39 (31—46); head and body length 113 (105—118); tail 134 (125—142); hindfoot 24.9 (24—26); ear 18.1 (17—19). Skull (n = 5—7): greatest length of skull 30.0 (29.2—31.0); zygomatic width 12.8; least interorbital width 4.8 (4.7—5.0); width of braincase 12.8 (12.4—13.1); upper toothrow length, alveolar 5.2 (4.7—5.6), crown length 4.9 (4.6—5.0); M1—M1 6.0 (5.8—6.4).

Praomys hartwigi obscurus Hutterer & Dieterlen, ssp. n.

Holotype: ZFMK 88.115, flat skin and skull of adult female, both in good condition, collected 16 March 1988 by G. Nikolaus (GN5) at 2300 m at Gangirwal, Gotel Mts, south-eastern Nigeria.

Paratypes: 24 ex. (ZFMK 88.114, 88.116—124, SMNS 41296—308, 41313), same locality as holotype, 15—20 March 1988; 14 ex. (ZFMK 88.125—130, SMNS 41309—316), Chappal Waddi, 1900 m, 21—23 March 1988.

Diagnosis: A large and long-furred *Praomys* with 9 palatal ridges; similar to *P. hartwigi* Eisentraut, 1968, but with the dorsal pelage dusky in adults and slate grey in juveniles, lighter in weight and with smaller external and cranial dimensions. About 30 % of first upper molars with traces of a t3, molar pattern on average less stephanodont than in *hartwigi*.

Etymology: The specific epithet points out the dark (Latin: *obscurus*) colour of this forest rat.

Description: This is a large forest rat (head and body length 121 mm) with a long tail (133 % of HBL). All external measurements are very similar to *Praomys hartwigi* from Cameroon (Table 1, and Eisentraut 1968). However, the body weight of *obscurus* averages 10 grams lower than in *hartwigi*, meaning that the Nigerian rats

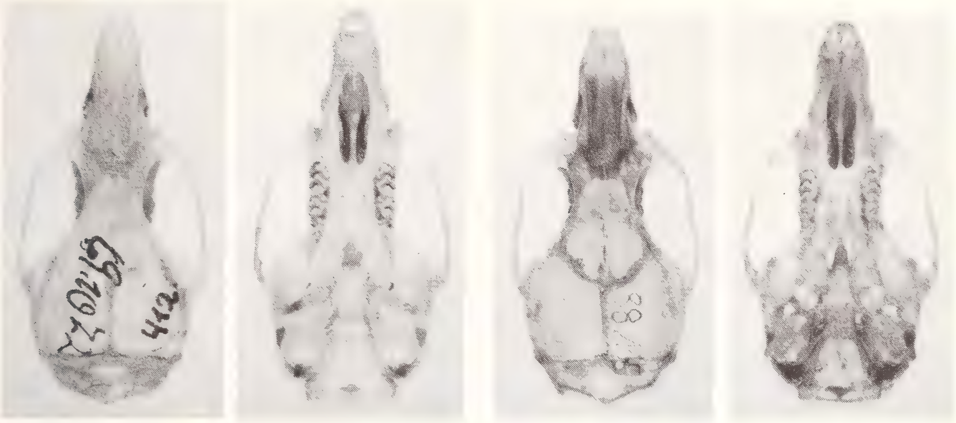


Fig. 1: Dorsal and ventral aspect of an adult cranium of *Praomys hartwigi* (ZFMK 69.1072; greatest length 33.0 mm) and of the holotype of *Praomys h. obscurus* n. ssp. (ZFMK 88.115; greatest length 31.7 mm).

are less heavily built. The fur is long and soft, about 13—14 mm at dorsum. In colouration the series from Nigeria is very uniform. The dorsal pelage is dusky brown in adults and slate grey in young animals; reddish-brown components are almost absent. Towards the flanks the dark tone becomes a little lighter. The venter is sharply set apart by grey hairs with short creamy tips. The dorsal surfaces of hands and feet are covered by short creamy hairs, a strip of dark colour runs down to the interdigit area. The tail is scaly, very short-haired and as dark as the dorsum. The ears have a similar colour and are also short-haired; in the juveniles a narrow white margin runs along the outer edge of the ear conch. Numerous whiskers of a length up to 42 mm are black at base and white at tip. The skull of *obscurus* (Fig. 1) is long but

Table 1: External measurements of *Praomys h. hartwigi* and *P. h. obscurus* n. ssp. (young adults to old adults only).

Weigth (g) and Measurements (mm)	*hartwigi* n = 11	*obscurus* n = 22
Weight	57.2 (44—69.5)	47.2 (34—60)
Head and body length	125.0 (115—134)	121.0 (108—137)
Tail length	162.1 (152—173)	161.0 (149—174)
Hindfoot length (c. u.)	26.5 (24—28)	27.1 (26—28)
Ear length	19.2 (17—20.5)	20.1 (19—21)

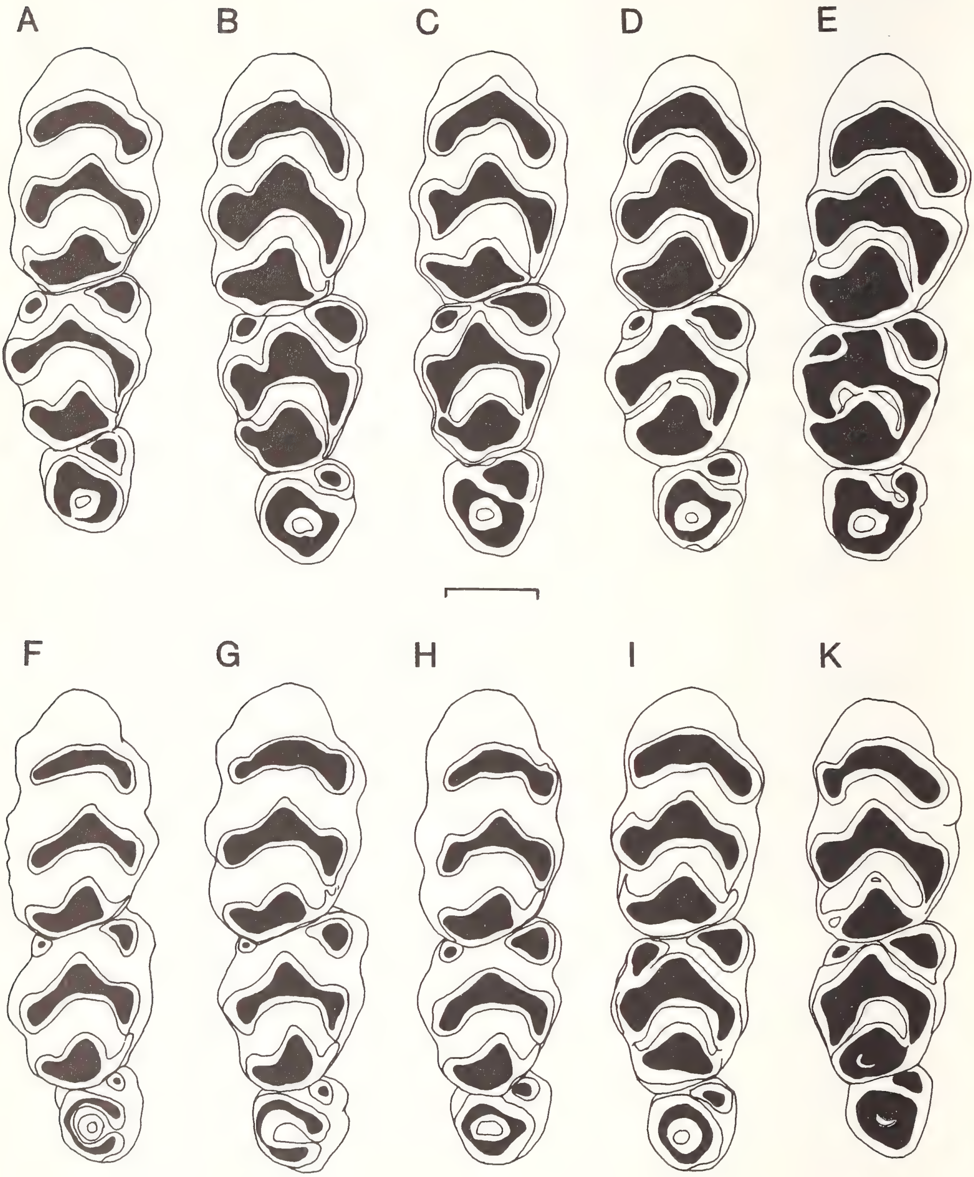


Fig. 2: Occlusal surfaces of right upper molars of *Praomys h. hartwigi* (A—E) and *P. h. obscurus* n. ssp. (F—K). A: ZFMK 69.1081, B: ZFMK 69.1075, C: ZFMK 69.1072, D: ZFMK 69.1078, E: ZFMK 68.7, holotype of *hartwigi*, F: ZFMK 88.122, G: ZFMK 88.130, H: ZFMK 88.121, I: ZFMK 88.126, K: ZFMK 88.115, holotype of *obscurus*. Scale = 1 mm.

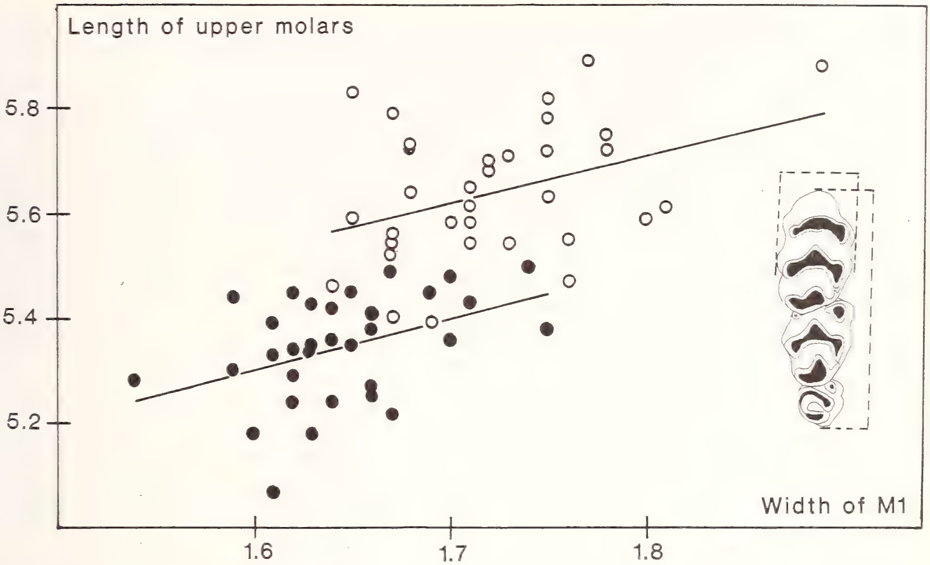


Fig. 3: Bivariate plot of "Width of M1" versus "Length of upper molars" for *Praomys h. hartwigi* (n = 33) and *P. h. obscurus* n. ssp. (n = 32); all ages and both sexes combined.

slightly smaller than in *hartwigi* (Table 2). Differences exist in the greatest length of skull, mastoid width, crown length of upper toothrow, and width of first upper molar (Figs 2, 3). The molars not only differ in size but also in the crown pattern (Fig. 2). While some show the "typical" *hartwigi* pattern with only t1 and t2 present at the first upper molar, 13 out of 33 specimens have at least traces of a t3 (Fig. 2 G), in some cases more than that (Fig. 2 K). Also, the arrangement of the first transverse laminae is strongly angular in *hartwigi* (Fig. 2 A—E) and less so in *obscurus* (Fig. 2 F—K). This also counts for the second lamina of the first and second molar, giving *obscurus* a less "stephanodont" aspect.

Discussion: With the present material at hand we cannot make a clear decision whether *obscurus* represents a subspecies of *hartwigi* (a view favoured by Dieterlen) or a different species (the view favoured by Hutterer). Both populations are separated by a distance of about 100 km and have not been found to occur in sympatry yet, which seems unlikely as both live in isolated forests on different plateaus. The morphological differences are obvious. However, within the genus *Praomys* both *hartwigi* and *obscurus* share a similarly long pelage, large body size, large molars, and similar skull proportions. Erik Van der Straeten (Antwerp), whom we consulted during our study, kindly performed a principal compound analysis with measurements he had taken from our specimens. His results are equally difficult to interpret: they show clear, statistically significant differences in skull measurements and proportions but also a slight overlap in all measurements, as can be seen in our bivariate diagram of molar dimensions (Fig. 3). We therefore describe the new rat as a subspecies of

Table 2: Cranial measurements of *Praomys h. hartwigi* and *P. h. obscurus* n. ssp. (young adults to old adults only).

Measurements (mm)	*hartwigi* n = 8—9	*obscurus* n = 15—22
Greatest length	32.6 (31.6—33.6)	31.4 (29.7—33.1)
Zygomatic width	15.6 (15.0—16.2)	15.4 (14.4—16.3)
Mastoid width	13.8 (13.3—14.1)	13.1 (12.7—13.9)
Interorbital width	4.8 (4.6—5.2)	4.9 (4.8—5.2)
Upper toothrow length (crown length)	5.6 (5.4—5.8)	5.3 (5.2—5.4)
M1—M1	7.0 (6.8—7.3)	6.8 (6.3—7.1)
Width of upper M1	1.71 (1.67—1.80)	1.65 (1.59—1.75)

hartwigi, leaving a final decision to future studies. The discovery of a high proportion of animals with traces of a t3 weakens the concept of a *tullbergi* (no t3) and *jacksoni* (t3 present) species group within *Praomys* (Petter 1965, Eisentraut 1970a, Van der Straeten & Dieterlen 1987). At least this character is no longer distinctive. One character, however, which supports the two species groups is the number of the palatal folds. As Eisentraut (1969b, 1970a) and Van der Straeten & Dieterlen (1987) pointed out, members of the so-called *tullbergi* group (*morio*, *tullbergi*, *rostratus*, *hartwigi*, *misonnei*) always have 2 + 7 = 9 palatal ridges, while members of the *jacksoni* group (*jacksoni*, *montis*, *mutoni*, *viator*, e. t. c.) have only 2 + 5 = 7. We have not yet found exceptions from this rule, and for the moment it remains the only constant character for the species groups.

Habitat: Of a total of 38 specimens, 36.8 % were collected in fern-grassland, 28.9 % in forest, 21.1 % along streams in forest, 7.9 % in gallery forest, and 5.3 % in forest swamp.

Reproduction: If a body weight of 40 g is considered as minimum for the reproductive activity of females, then four out of eleven adult females were reproductive in the second half of March; one was lactating, and three were pregnant with 4, 4 and 3 embryos respectively. One pair of pectoral and two pairs of inguineal teats are present. The maturation of males seems to happen at a body weight of 30—35 g, because the testis size increases abruptly at that weight and almost reaches its final size. Testis size was 5—6 mm in the size group 18—25 g (n = 3), 4—15 mm in size group 26—35 g (n = 7), 14—18 mm in size group 36—45 g (n = 3), and 16—18 mm in size group 46—58 g (n = 5).

Discussion: systematics and zoogeography

The present collection of 26 mammal species adds one genus and eight species (*Sylvisorex camerunensis*, *S. ollula*, *Crocidura attila*, *Pipistrellus kuhlii*, *Chaerephon* *ansorgei*, *Chaerephon major*, *Mus setulosus*, *Otomys occidentalis*, *Praomys hartwigi obscurus*) to the fauna of Nigeria and one bat (*Tadarida aegyptiaca*) to the fauna of Cameroon. In contrast with the preliminary report of Dowsett (1989) 58 % of the identifications had to be corrected; a synopsis is provided in Table 3. It may be surprising for the non-specialist to recognize how difficult it seems to properly identify small mammals from these tropical regions. However, Africa is a huge continent, and only few geographical areas have been thoroughly studied; many more, including the Mambilla Plateau and the Gotel Mts, have never been surveyed for mammals before. Another aspect, perhaps more relevant, is the fact that tropical regions with a high topographic diversity like the Cameroon Mountains are "workshops of nature" (Bates 1926, Eisentraut 1970b) where palaeoclimatical changes and subsequent fragmentation of habitats and species' distributions may have resulted in a higher rate of speciation and extinction (see Vrba 1992 for a discussion of her "habitat theory").

Our study of the sample from south-eastern Nigeria not only leaves a number of problems like the correct identification of *Praomys* cf. *jacksoni* (?*viator*) and the unsolved species/subspecies status of *obscurus*, but also uncovered further systematic problems with already known and named taxa of Cameroon mammals. As a result we conclude that *Hylomyscus grandis* is a good species, not a subspecies of *aeta* as previously believed, and we propose also species status for *Lophuromys eisentrauti*

Table 3: Identifications of the mammals from the Gotel Mts and the Mambilla Plateau. Left, as published by Dowsett (1989), right, as given in the present paper.

Dowsett 1989	Present paper
Crocidura cf. *attila*	*Crocidura attila*
Crocidura (*flavescens*) *manni*	*Crocidura olivieri*
Sylvisorex (*granti*) *camerunensis*	*Sylvisorex camerunensis*
Sylvisorex megalura	*Sylvisorex megalura*
Sylvisorex ollula	*Sylvisorex ollula*
Rousettus angolensis	*Rousettus angolensis*
Epomops franqueti	*Epomops franqueti*
Micropteropus pusillus	*Micropteropus pusillus*
Rhinolophus alticolus	*Rhinolophus simulator*
Hipposideros ruber	*Hipposideros ruber*
Pipistrellus (?*eisentrauti*)	*Pipistrellus kuhlii*
Eptesicus capensis	*Eptesicus capensis*
Miniopterus schreibersii	*Miniopterus schreibersii*
Tadarida congica	*Tadarida aegyptiaca*
Tadarida major	*Chaerephon major*
Tadarida sp. (?*nigeriae*)	*Chaerephon ansorgei*
Otomys (*irroratus*) *burtoni*	*Otomys occidentalis*
Lemniscomys striatus	*Lemniscomys striatus*
Thamnomys rutilans	*Grammomys rutilans*
Mus minutoides	*Mus musculoides*
	Mus setulosus
Lophuromys sikapusi	*Lophuromys sikapusi*
Hylomyscus (*carillus*) *aeta*	*Hylomyscus stella*
Praomys morio	*Praomys* cf. *jacksoni*
Praomys hartwigi	*Praomys hartwigi obscurus*
Mastomys sp.	*Mastomys* sp.

and the shrew *Sylvisorex camerunensis*. We figure here the skin and skull of the holotype of *Lophuromys eisentrauti* to show the differences to the more common *L. sikapusi* (Figs 4, 5). Many other genera of mammals, among them *Hylomyscus*, *Hybomys*, *Otomys*, and *Cricetomys* are problematical in this geographical region and are in need of revision.

Such problems are critical for zoogeographical analyses, as a wrong taxonomy may spoil the entire analysis. Before we started to think about the relation of the newly studied fauna to other faunas of forest islands on different plateaus of the

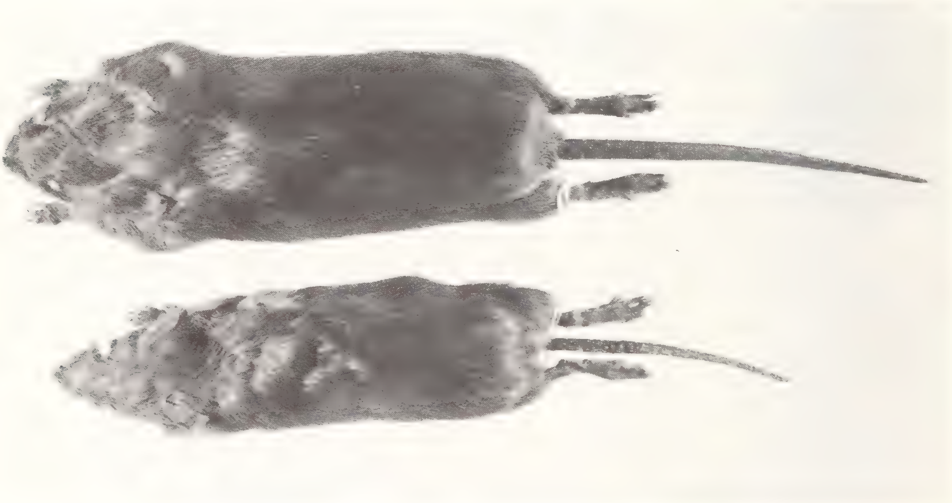


Fig. 4: Study skins in dorsal view of a *Lophuromys sikapusi* (ZFMK 69.289) from Mt Oku, and the holotype of *Lophuromys eisentrauti*, new rank (ZFMK 74.436), from Mt Lefo. Total length of *sikapusi* is 198 mm, and of *eisentrauti* 156 mm.

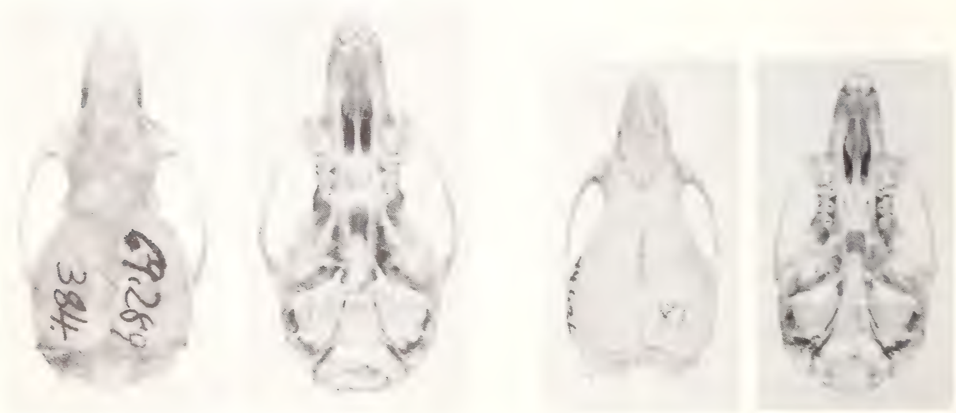


Fig. 5: Dorsal and ventral aspect of a cranium of *Lophuromys sikapusi* (greatest length 31.0 mm) confronted with the holotype of *Lophuromys eisentrauti*, new rank (greatest length 26.7 mm). Same specimens as in Fig. 4.

Cameroon Mountains system, we tried to solve as many systematic problems as possible. Some of them have been mentioned above, others will be dealt with in future reports.

Biogeographical analyses of mammals in the Cameroon area were previously done for some islands and mountains (Eisentraut 1968, Feiler 1988) on a merely descriptive basis but never in a quantitative and systematic manner. To biogeographically analyze the new Nigerian fauna we compared it with eight other mammal faunas (Fig. 6) which we have personally studied. They range from the island of Bioko (formerly Fernando Poo) in the south to the Adamaoua Plateau in the north. We selected 60 species (or subspecies, if distinct) of Insectivora and Rodentia and recorded the presence or absence of the 60 species for 9 mountain areas plus one outgroup. As outgroup we used the fauna of the Virunga Mts, based on the reports of Verschuren et al. (1983), Hutterer et al. (1987), and our own knowledge.

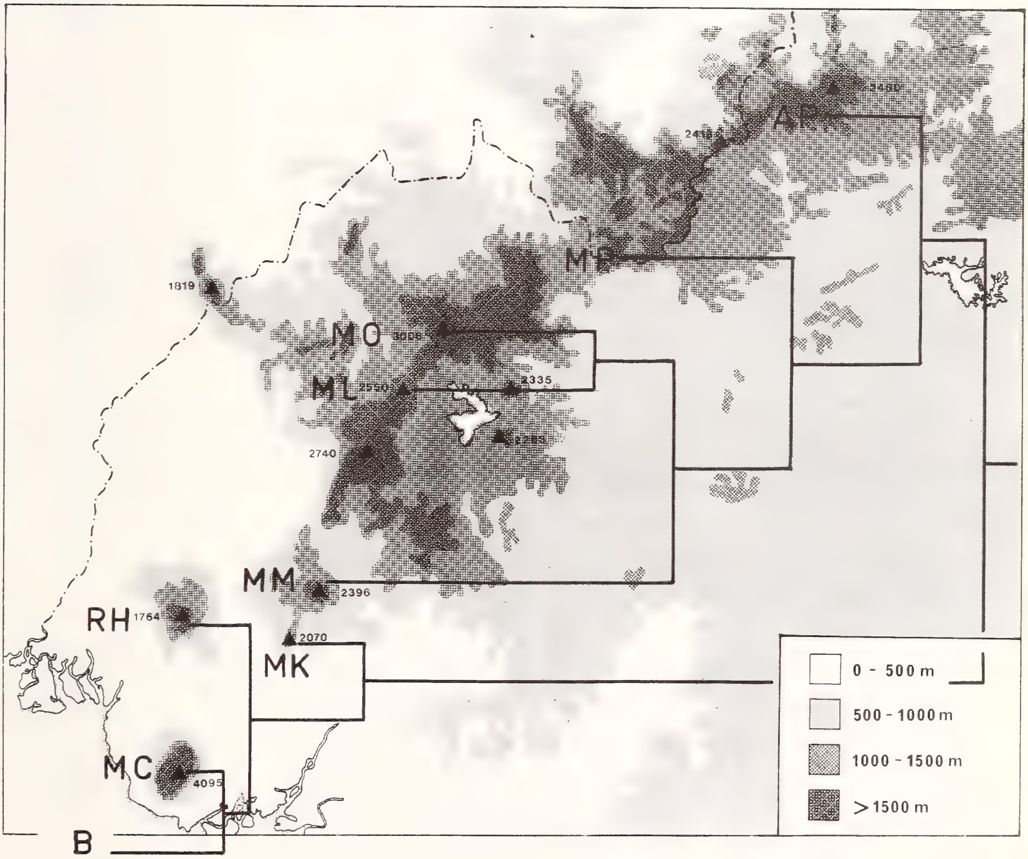


Fig. 6: Area cladogram of the insectivore and rodent faunas of eight forested mountain ranges and the island of Bioko (only indicated). Order from south to north: Bioko (B), Mt Cameroon (MC), Rumpi Hills (RH), Mt Kupe (MK), Mt Manenguba (MM), Mt Lefo (ML), Mt Oku (MO), Mambilla Plateau (MP), Adamaoua Plateau (AP); the fauna of the Virunga Mts was taken as the outgroup.

We restricted this analysis to the Insectivora and Rodentia, (1) because these groups are best represented in all collections studied, (2) because terrestrial, subterranean or scansorial animals are often tied to the forest and provide better area-specific information than other groups, and (3) because we know them best. We left the Chiroptera aside because even forest bats can fly over large distances and therefore do not provide much area-specific information. For example, *Pipistrellus eisentrauti* Hill, 1968 was first believed to be endemic to Cameroon but is now known to occur from Liberia (Koopman 1989) to Somalia (Varty 1986). Similarly, *Hipposideros camerunensis* Eisentraut, 1956, for long known from Cameroon only, has recently been found in Zaire and Kenya (Schlitter et al. 1986). On the other hand, *Myotis morrisi* Hill, 1971, formerly "endemic" to Ethiopia, was recently netted in Adamaoua Province, Nigeria (Hill et al. 1988).

Our data matrix was analyzed with the parsimony program PAUP (Swofford 1990) which shows the degree of similarity between samples. From the given data set only one tree resulted which is shown in Fig. 6. We are well aware that this is a preliminary analysis which has a number of limitations, such as the different degrees of completeness of the data sets, and which may be changed in the future by the input of new information. Nevertheless it offers some interesting information. The area cladogram shows a dichotomy between four areas in the south and five other areas further north. It is common knowledge that the fauna of Bioko is similar to that of Mt Cameroon, and the inclusion of the Rumpi Hills makes also sense. More unexspected is the clustering of Mt Kupe with Mt Cameroon and the Rumpi Hills. Mt Kupe is situated on a different plateau, but with its foothills still in the same rainforest zone as the two other mountains. However, the faunas of both Mt Kupe and the Rumpi Hills are not completely known and this clustering is still unsettled. Three other areas, Mt Manenguba, Mt Lefo and Mt Oku, group also together. They represent mountain forests on top of the Bamenda Plateau and share a number of species endemic to that plateau. These include *Praomys hartwigi*, *Hybomys eisentrauti* Van der Straeten & Hutterer, 1984, *Sylvisorex* cf. *isabellae* Heim de Balsac, 1968, and others. The forests of Mt Oku house also species which occur only there and nowhere else such as *Lamottemys okuensis* Petter, 1986, and an undescribed new species of tree rat. The fauna of the Mambilla Plateau groups next with the Bamenda Plateau, common taxa are *Otomys occidentalis* and *Praomys hartwigi*, although present in a distinct subspecies, *obscurus*. Next to the Mambilla Plateau branches the Adamaoua Plateau. However, the resolution of the last two branches is weak and may be modified by further species records. Particularly the relict forest fauna of the Adamaoua Plateau is still poorly known.

The preliminary biogeographical analysis offers two main results. First, forest relict faunas of the same plateau are more similar than between different plateaus, and second, the faunas of the southern mountains which stand within the lowland forest zone and Bioko island are more closely related to each other than to the faunas of the more northern plateaus. This result suggests the speculation that the present mammal fauna of the Cameroon Mountains chain is the result of different invasions from different parts of Africa. One faunal invasion clearly came from Central Africa via southern Cameroon, and most of Bioko's fauna originated from there. Other invasions may have populated the Cameroon Mountains from north-east, perhaps via the Central African Republic. Also, faunal invasions from the west, particularly from northern Nigeria, must be considered. This is suggested by the recent finding of *Cryptomys foxi* Thomas, 1911 (type locality: Jos Plateau, Nigeria) near Ngaoundere east of the Adamaoua Plateau (Williams et al. 1984), and possibly *Praomys viator* will turn out to be another example of faunal relations with Nigeria. Much more sampling in these mountains and subsequent rigid systematic analyses have to be done before we can fill the empty space in the puzzle we have before us. However the information we have is already based on a lifetime's work of many dedicated experts, among them Martin Eisentraut, and therefore offers a unique basis for the understanding of species diversity and faunal turnover in tropical Africa.

Summary of systematic changes

Sylvisorex camerunensis stat. nov.

Sylvisorex granti camerunensis Heim de Balsac, 1968. Bonn. zool. Beitr. 19: 35. Lake Manenguba, 1800 m, Cameroon. Holotype ZFMK 69.358.

Hylomyscus grandis stat. nov.

Hylomyscus aeta grandis Eisentraut, 1969. Z. Säugetierkunde 34: 300. Lake Oku, 2100 m, Cameroon. Holotype ZFMK 69.731.

Lophuromys eisentrauti stat. nov.

Lophuromys sikapusi eisentrauti Dieterlen, 1979. Bonn. zool. Beitr. 29: 296. Mt Lefo, Cameroon. Holotype ZFMK 74.436.

Praomys hartwigi obscurus ssp. nov.

Praomys hartwigi obscurus Hutterer & Dieterlen, 1992. Bonn. zool. Beitr. 43: 402. Gangirwal, 2300 m, Gotel Mts, Nigeria. Holotype ZFMK 88.115.

Acknowledgements

Drs Erik Van der Straeten and Guy G. Musser examined critical specimens and Dr Dieter Kock informed us about molossid bats; we thank them for freely sharing their experience with us. Dr Renate van den Elzen run the PAUP analysis, Horst Meurer photographed the skins and skulls figured in this paper, and Dr Gustav Peters checked our language and style. Thanks to all for their courtesy.

Zusammenfassung

Eine Kleinsäugerfauna aus einem Bergmassiv im südöstlichen Nigeria und angrenzendem Kamerun wurde untersucht. Diese Berge tragen reliktäre Wälder, die Verbreitungsinseln für viele kleine Wirbeltiere darstellen. 26 Arten von Insektivoren, Fledermäusen und Nagern werden aus den Gotel-Bergen und dem Mambilla Plateau gemeldet. Davon sind 8 Arten neu für Nigeria und eine Fledermausart (*Tadarida aegyptiaca*) neu für Kamerun. An neuen Taxa enthält die Aufsammlung eine neue Grasratte, *Otomys occidentalis*, die separat beschrieben wird, und eine neue Subspezies von *Praomys hartwigi*, deren formale Beschreibung in diesem Bericht enthalten ist. Der systematische Status einiger problematischer Säuger wird diskutiert und Artrang vorgeschlagen für *Sylvisorex camerunensis*, *Hylomyscus grandis* und *Lophuromys eisentrauti*. Die Insektivoren- und Nagerfauna von neun verschiedenen Gebieten innerhalb des Kameruner Bergsystems wird analysiert und in Form eines Areal-Kladogramms präsentiert.

References

Bates, G. L. (1926): New birds from the mountains of N. W. Cameroon. — Bull. Br. Orn. Club 46: 87—93.

Bergmans, W. (1977): An annotated inventory of three small collections of Nigerian Microchiroptera (Mammalia, Chiroptera). — Z. Säugetierk. 42: 279—289.

Bowden, C. G. R. (1986): Small mammal research in western Cameroon. — In Stuart, S. N., ed.: Conservation of Cameroon montane forests, pp. 196—200. ICBP, Cambridge.

De Vree, F. (1972): Description of a new form of *Pipistrellus* from Ivory Coast. — Rev. Zool. Bot. Afr. 85: 412—416.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874: Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturkde., Ser. A, 285: 1—96.

Dieterlen, F. (1979): Zur Kenntnis der Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia) in Kamerun und Gabun. — Bonn. zool. Beitr. 29: 287—299.

Dieterlen, F. & E. Van der Straeten (1992): Species of the genus *Otomys* from Cameroon and Nigeria and their relationship to East African forms. — Bonn. zool. Beitr. 43: 383—392.

Dowsett, R. J. ed. (1989): A preliminary natural history survey of Mambilla Plateau and some lowland forests of eastern Nigeria. — Tauraco Res. Rep. 1: 1—56.

Eger, J. L. & R. L. Peterson (1979): Distribution and systematic relationship of *Tadarida bivittata* and *Tadarida ansorgei* (Chiroptera: Molossidae). — Canad. J. Zool. 57: 1887—1895.

Eisentraut, M. (1956): Beitrag zur Chiropteren-Fauna von Kamerun (Westafrika). — Zool. Jb. Syst. 84: 505—540.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg & Berlin.

Eisentraut, M. (1968): Die tiergeographische Bedeutung des Oku Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170—175.

Eisentraut, M. (1969a): Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Hylomyscus* auf Fernando Poo und in Westkamerun. — Z. Säugetierk. 34: 296—307.

Eisentraut, M. (1969b): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. — Zool. Jb. Syst. 96: 478—490.

Eisentraut, M. (1970a): Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando Poo und in Westkamerun. — Z. Säugetierk. 35: 1—15.

Eisentraut, M. (1970b): Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau in Wissenschaft und Technik: 70—75.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428 + 5 pls.

Eisentraut, M. (1975): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 76—93.

Fedden, M. O. & H. L. Macleod (1986): Bat research in western Cameroon. — In Stuart, S. N., ed.: Conservation of Cameroon montane forests, pp. 175—195. ICBP, Cambridge.

Feiler, A. (1988): Die Säugetiere der Inseln im Golf von Guinea und ihre Beziehungen zur Säugetierfauna des westafrikanischen Festlandes. — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden 44: 83—88.

Freeman, P. W. (1978): A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. — Fieldiana Zoology, N. S. 7: 1—173.

Happold, D. C. D. (1987): The mammals of Nigeria. — Clarendon Press, Oxford.

Hayman, R. W. & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera. — Part 2: 1—73, in The mammals of Africa: an identification manual (J. Meester & H. W. Setzer, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Heim de Balsac, H. (1959): Nouvelle contribution à l'étude des Insectivores Soricidae du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 10: 198—217.

Heim de Balsac, H. (1968): Contribution à l'étude des Soricidae de Fernando Po et du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 15—42.

Hill, J. E. (1968): Bats from the Cameroons, with the description of a new species of *Pipistrellus*. — Bonn. zool. Beitr. 19: 43—48.

Hill, J. E. (1982): Records of bats from Mount Nimba, Liberia. — Mammalia 46: 116—120.

Hill, J. E., D. L. Harrison & T. S. Jones (1988): New records of bats (Microchiroptera) from Nigeria. — Mammalia 52: 590—592.

Hutterer, R. & D. C. D. Happold (1983): The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Monogr. 18: 1—79.

Hutterer, R. & U. Joger (1982): Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 33: 119—132.

Hutterer, R., E. Van der Straeten & W. N. Verheyen (1987): A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical considerations of African Soricidae. — Bonn. zool. Beitr. 38: 155—172.

Koch-Weser, S. (1984): Fledermäuse aus Obervolta, W-Afrika (Mammalia: Chiroptera). — Senckenberg. biol. 64: 255—311.

Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 154: 353—444.

Koopman, K. F. (1989): Systematic notes on Liberian bats. — Amer. Mus. Novit. 2946: 1—11.

Nikolaus, G. & R. J. Dowsett (1989): Small mammals collected in the Gotel Mts and on the Mambilla Plateau, eastern Nigeria. — Tauraco Res. Rep. 1: 42—47.

Petter, F. (1965): Les *Praomys* d'Afrique Centrale. — Z. Säugetierk. 30: 54—60.

Petter, F. (1982): Les parentés des *Otomys* du Mont Oku (Cameroun) et des autres formes rapportées à *O. irrotatus* (Brants, 1827) (Rodentia, Muridae). — Bonn. zool. Beitr. 33: 215—222.

Qumsiyeh, M. B. (1985): The bats of Egypt. — Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ. 23: 1—102.

Robbins, C. B. & E. Van der Straeten (1989): Comments on the systematics of *Mastomys* Thomas, 1915 with the description of a new West African species (Mammalia: Rodentia: Muridae). — Senckenberg. biol. 69: 1—14.

Robbins, L. W., J. R. Choate & R. L. Robbins (1980): Nongeographic and interspecific variation in four species of *Hylomyscus* (Rodentia: Muridae) in southern Cameroon. — Ann. Carnegie Mus. 49: 31—48.

Schlitter, D. A., I. A. Aggundey, M. B. Qumsiyeh, K. Nelson & R. L. Honeycutt (1986): Taxonomic and distributional notes on bats from Kenya. — Ann. Carnegie Museum 55: 297—302.

Smith, S. A., J. W. Bickham & D. A. Schlitter (1986): Karyotypes of eleven species of molossid bats from Africa (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Carnegie Mus. 55: 125—136.

Swofford, D. L. (1990): PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.0. — Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Thomas, O. (1911): On mammals collected by the Rev. G. T. Fox in Northern Nigeria. — Ann. Mag. nat. Hist., ser. 8, 11: 457—463.

Van der Straeten, E. & F. Dieterlen (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from eastern Zaire (Mammalia). — Stuttg. Beitr. Naturkde., A, 402: 1—11.

Van der Straeten, E. & F. Dieterlen (1992): Craniometrical comparison of four populations of *Praomys jacksoni* captured at different heights in Eastern Zaire (Kivu). — Mammalia 56: 125—131.

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen (1980): Relations biométriques dans le groupe spécifique *Lemniscomys striatus* (Mammalia, Muridae). — Mammalia 44: 73—82.

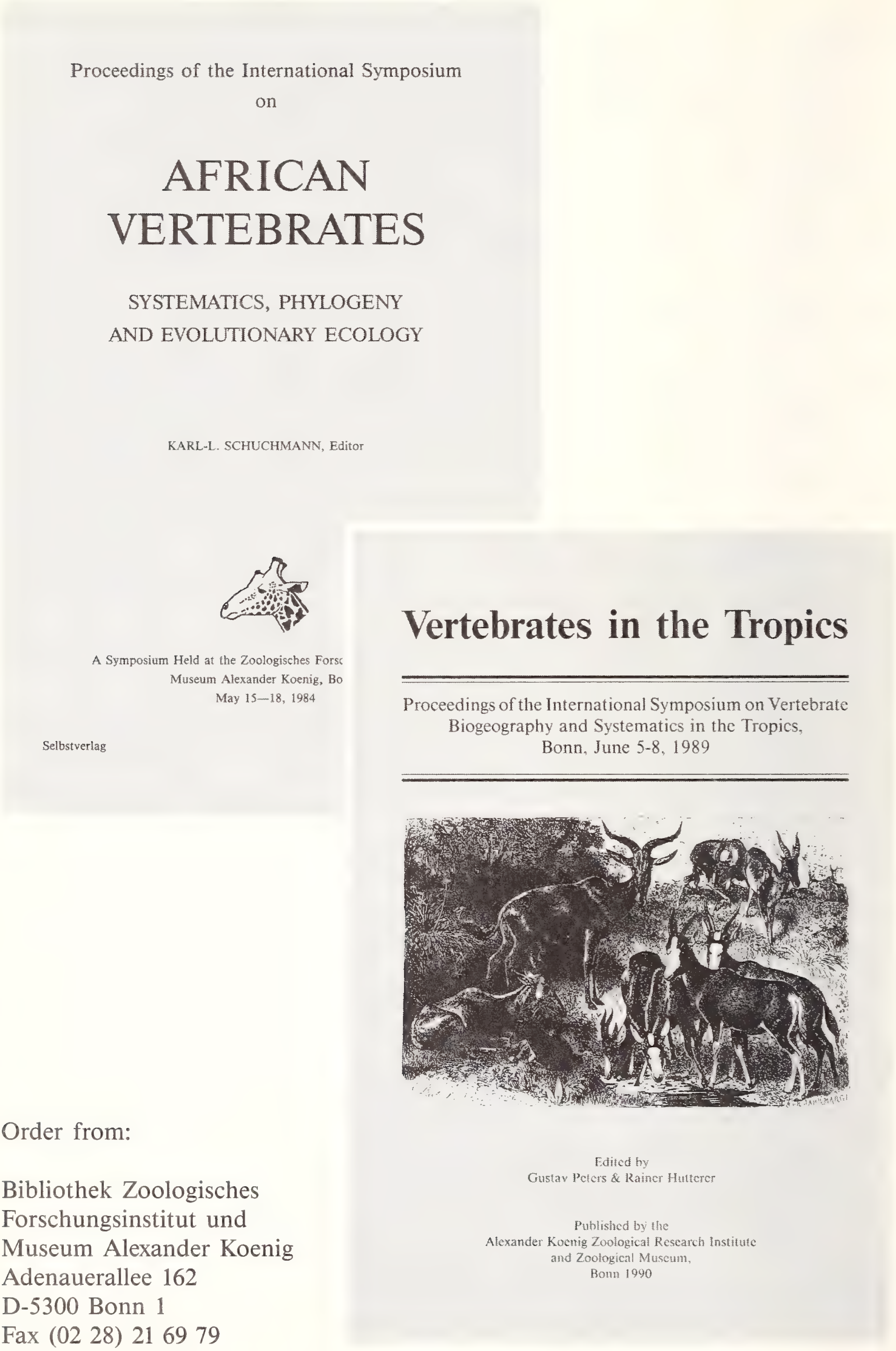
Varty, N. (1986): Mammals and problems of their conservation in the riverine forests of the Jubba Valley, southern Somalia. — Tropical Zoology 1: 179—192.

Verschuren, J., E. Van der Straeten & W. Verheyen (1983): Rongeurs. — Exploration du Parc National des Virunga, 4: 1—120, 24 figs.

Vrba, E. S. (1992): Mammals as a key to evolutionary theory. — J. Mammalogy 73: 1—28.

Williams, S. L., D. A. Schlitter & L. W. Robbins (1984): Morphological variation in a natural population of *Cryptomys* (Rodentia: Bathyergidae) from Cameroon. — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 237 [1983]: 159—172.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, 5300 Bonn 1. — Dr. Fritz Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, 7000 Stuttgart 1. — Gerhard Nikolaus, Bosenbüttel 4, 2859 Spieka.



Proceedings of the International Symposium
on

AFRICAN
VERTEBRATES

SYSTEMATICS, PHYLOGENY
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY

KARL-L. SCHUCHMANN, Editor

A Symposium Held at the Zoologisches Forsc
Museum Alexander Koenig, Bo
May 15—18, 1984

Selbstverlag

Vertebrates in the Tropics

Proceedings of the International Symposium on Vertebrate
Biogeography and Systematics in the Tropics,
Bonn, June 5-8, 1989

Edited by
Gustav Peters & Rainer Hutterer

Published by the
Alexander Koenig Zoological Research Institute
and Zoological Museum,
Bonn 1990

Order from:

Bibliothek Zoologisches
Forschungsinstitut und
Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 162
D-5300 Bonn 1
Fax (02 28) 21 69 79

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 415—421	Bonn, Oktober 1992

Ergänzende Angaben über Gaumenfaltenmuster von Nagetieren (Mammalia: Rodentia) aus Kamerun

Olaf Fülling

Abstract. A description of the palatal ridges of seven rodent species collected in the Oku Mts, Cameroon, is given. The most important difference between *Otomys burtoni* and the newly described *Otomys occidentalis* is a structure in front of the first palatal ridge. A similar structure can be used to distinguish between *Lemniscomys mittendorfi* and *Lemniscomys striatus*; the species status of the two striped mice is also corroborated by preliminary karyotype data. *Lamottemys okuensis* has one more intermolar ridge than its closest relative, *Oenomys hypoxanthus*. The palatal ridges of *Lamottemys okuensis* and *Otomys occidentalis* are described for the first time. In the genus *Praomys* two types of palatal ridge formulas, 2 + 5 = 7 and 2 + 7 = 9, occur. One species of each type, *Praomys jacksoni* and *Praomys hartwigi*, live on the slopes of Mt Oku.

Key words. Mammalia, Muridae, morphology, palatal ridges, Cameroon, Mt Oku.

Einleitung

Gaumenfaltenmuster westafrikanischer Muriden wurden bereits von Eisentraut (1969) beschrieben und auf ihren taxonomischen Wert hin untersucht. Damals wie heute ist das Datenmaterial meist zu gering, um sicher innerartliche Variabilität von arttypischen Differenzen unterscheiden zu können. In vielen Fällen wird eine Unterscheidung auch nicht möglich sein, dennoch fand Eisentraut „nicht unwesentliche Besonderheiten, die es [. . .] angebracht und nützlich erscheinen lassen, einen Vergleich der Gaumenfaltenmuster bei den [. . .] zur Verfügung stehenden westafrikanischen Arten zu geben." Bei einem Aufenthalt im Oku-Gebirge, West-Kamerun, konnte ich von Dezember 1990 bis März 1991 Nager sammeln, die einige Ergänzungen erlauben, da in den letzten Jahren Arten aus diesem Gebiet sowohl taxonomisch neu zugeordnet als auch neu entdeckt und beschrieben wurden.

An dieser Stelle möchte ich kurz darauf hinweisen, daß der häufig verwendete Name Mount Oku nicht den lokalen Gegebenheiten entspricht, ebensowenig wie es einen Ort Oku gibt. Der als Oku bezeichnete Berg ist der Kilum, der bedeutendste Ort an seinen Hängen heißt Elak, wo sich der Sitz des Herrschers über das Königreich Oku befindet. Daher ist höchstens die Benennung Oku-Gebirge für alle im Reich Oku gelegenen Berge gerechtfertigt.

Sofern nicht anders gekennzeichnet, stammen alle beschriebenen Tiere aus dem oben genannten Gebiet. Die Gaumenfalten wurden in der Regel nach getrockneten und später in verdünntem Alkohol wieder aufgeweichten Schädeln beschrieben, lediglich Schädel von *Lemniscomys striatus* aus Nigeria und von *Praomys jacksoni* wurden Alkoholpräparaten entnommen.

Bei der Benennung der Falten folge ich Eisentrauts Vorschlag, die vor den Molaren gelegenen Falten als antemolar und die zwischen den Molaren gelegenen als intermolar zu bezeichnen. Den vor der ersten Falte gelegenen Wulst bezeichne ich als präpalatal. Die einzelnen Falten werden von vorne nach hinten von 1-n durchnumeriert.

Das Belegmaterial befindet sich im Zoologischen Forschgungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK) in Bonn.

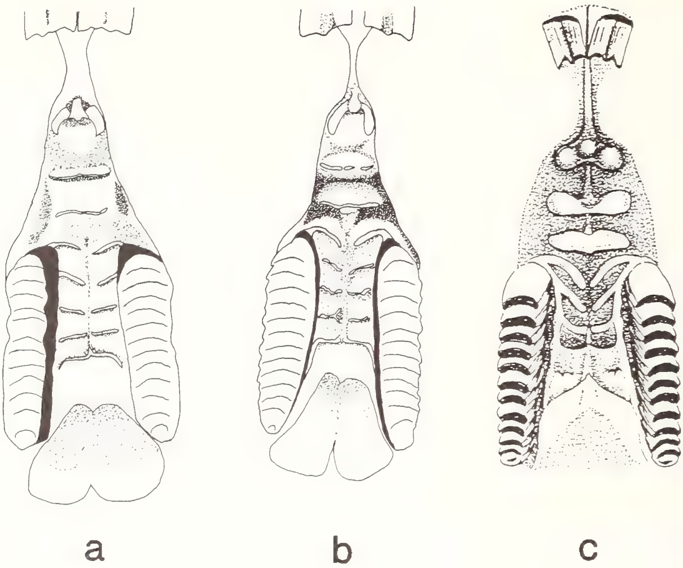


Abb. 1: Gaumenfaltenmuster von *Otomys occidentalis* aus dem Oku-Gebirge (a: ZFMK 91.228, b: ZFMK 91.227) und von *Otomys burtoni* vom Kamerunberg (c: aus Eisentraut 1969, Tafel 11 Fig. r).

Ergebnisse

Otomys occidentalis Dieterlen & Van der Straeten, 1992

Material: 2 ♀ (ZFMK 91.227-228). — Die Gaumenfaltenformel lautet wie bei *Otomys burtoni* 2 + 5 = 7. Der vordere von Eisentraut (1969) nicht als Falte mitgezählte Wulst gliedert sich in eine mittlere Erhebung, von der zwei Schenkel U-förmig nach hinten verlaufen. Die erste Falte ist schmal und läuft flach nach vorne aus, die zweite Falte ähnelt darin der ersten. Die erste und zweite intermolare Falte sind leicht nach hinten geneigt, die dritte und vierte stehen waagerecht zur Längsachse des Schädels. Im Gegensatz zu den ersten vier intermolaren Falten bildet die letzte Falte in der Mitte eine nach vorn gerichtete Spitze und begrenzt die Längsfurche, die die ersten intermolaren Falten trennt. Eisentraut (1969) gab von der als *Otomys burtoni* (Thomas, 1918) beschrieben Art des Kamerunberges eine Beschreibung der Gaumenfalten. Die beiden antemolaren Falten sind kurze quergestellte Leisten. Die zweite Falte ist in der Mitte nach hinten gerichtet. Wie bei *O. occidentalis* ist das Gaumenfeld zwischen den Molaren sehr schmal, die hier gelegenen fünf Falten nehmen nur den vorderen Gaumenteil ein. Der auffallendste Unterschied betrifft die bei *Otomys occidentalis* weit nach hinten gezogenen Schenkel des präpalantalen Wulstes (Abb. 1a—c).

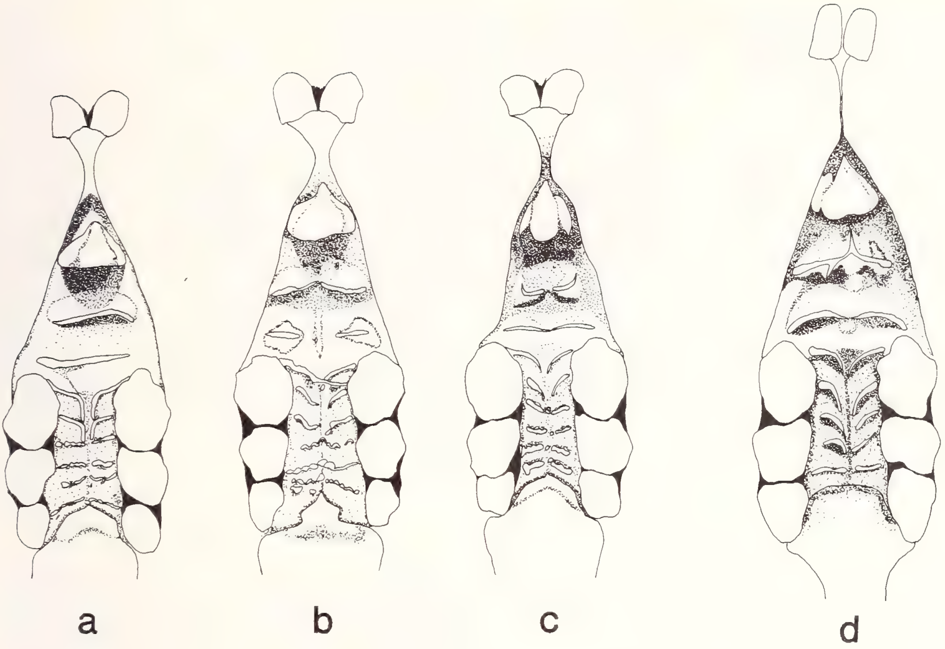


Abb. 2: *Lamottemys okuensis* (a: ZFMK 91.231, b: ZFMK 91.233, c: ZFMK 91.232) und *Oenomys hypoxanthus albiventris* (d: ZFMK 91.222) aus dem Oku-Gebirge.

Lamottemys okuensis Petter, 1986
Material: 1 ♀, 2 ♂ (ZFMK 91.231–233). — *Lamottemys okuensis* hat sechs intermolare Falten, so daß die Art die seltene Gaumenfaltenformel 2 + 6 = 8 zeigt. Der vordere birnenförmige Wulst wird von zwei flachen Längsfurchen gegliedert. Die erste antemolare Falte zeigt bei den drei mir vorliegenden Stücken eine verschieden deutlich ausgeprägte Struktur mit einer Spitze und geschwungenen Schenkeln, die nach vorn zeigen. Die zweite Falte ist bei zwei der drei Tiere in der Mitte unterbrochen. Die ersten drei intermolaren Falten sind nach hinten gerichtet, während die vierte waagerecht zur Längsachse liegt. Die letzten beiden Falten sind nach vorne geneigt, ihr Rand ist unregelmäßig gezackt. Die intermolaren Falten werden von einer Mittelfurche geteilt, die aber in einem Fall nicht alle Falten vollständig teilt. Noch zwischen den letzten Molaren beginnt das flache Gaumenabschlußfeld, das bei *Lamottemys okuensis* eine den Gaumenfalten ähnliche Struktur am Ende des letzten Molaren zeigt (Abb. 2a–c).

Oenomys hypoxanthus albiventris Eisentraut, 1968
Material: 1 ♂ (ZFMK 91.222). — Im Gegensatz zu *Lamottemys* hat *Oenomys hypoxanthus* nur fünf intermolare Falten, die Formel lautet also 2 + 5 = 7. Die von Eisentraut (1969) gegebene Beschreibung stimmt mit dem vorliegenden Stück im

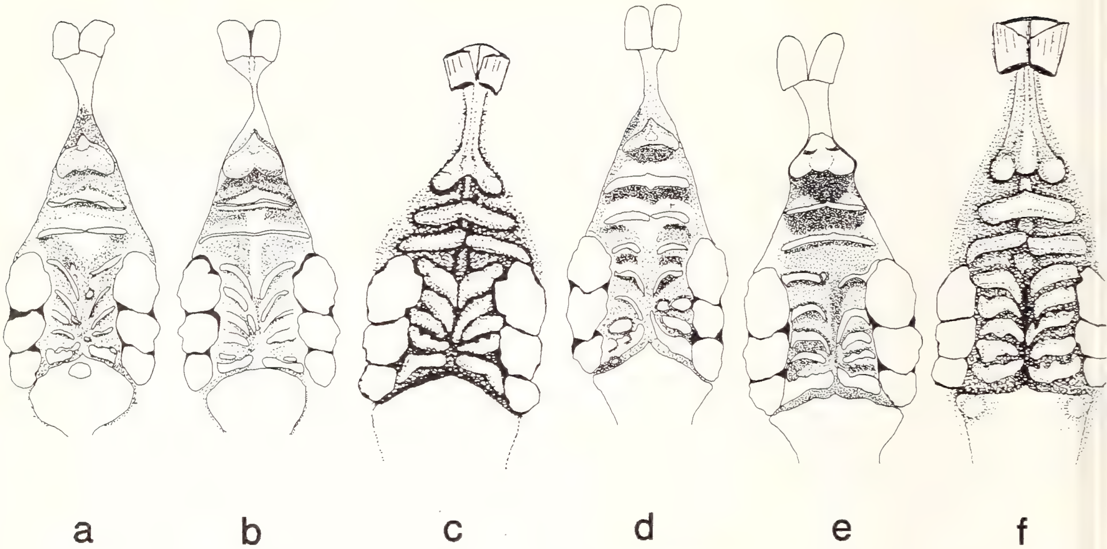


Abb. 3: *Lemniscomys mittendorfi* (a: ZFMK 91.235, b: ZFMK 91.236, c: aus Eisentraut 1969, Tafel 10 Fig. g) und *Lemniscomys striatus* vom Oku-Gebirge (d: ZFMK 91.234), aus den Gotel Mts, Nigeria (e: ZFMK 88.138) und aus Yaounde, Kamerun (f: aus Eisentraut 1969, Tafel 9 Fig. f).

wesentlichen überein. Der Wulst ist tropfenförmig mit leichten Unregelmäßigkeiten. Die erste antemolare Falte hat eine starke, nach vorne gerichtete Spitze, der rechte Schenkel ist gegabelt. Die zweite Falte besteht aus zwei konvexen Bögen, die sich nicht brühren. Die intermolaren Falten sind alle bis auf die letzte Falte, die waagerecht zur Schädellängsachse steht, nach hinten gerichtet. Alle intermolaren Falten werden von einer Mittelfurche geteilt (Abb. 2d).

Lemniscomys mittendorfi Eisentraut, 1968
Material: 2 ♀ (ZFMK 91.235, 91.236). — Die Gaumenfaltenformel lautet, wie schon von Eisentraut angegeben, 2 + 5 = 7. Der Wulst ist herzförmig, der höchste Punkt liegt nahe der Spitze des Herzens. Die erste Falte ist ein schmaler Grat, der nach vorne hin flach ausläuft. Die zweite Falte besteht aus zwei leicht konvexen Schenkeln, die sich in einem Fall nicht in der Mitte berühren. Die ersten vier intermolaren Falten sind nach hinten gerichtet, die letzte ist nach vorn geneigt und zeigt eine Tendenz zur Aufspaltung. Alle intermolaren Falten sind von einer Mittelfurche geteilt und mehr oder weniger stark zerstückelt (Abb. 3a—c).

Lemniscomys striatus (Linnaeus, 1758)
Material: 1 ♀ (ZFMK 88.138) aus den Gotel Mts, Nigeria, und 1 ♂ (ZFMK 91.234) vom Kilum, Oku-Gebirge. — *Lemniscomys striatus* wird hier erstmalig vom Kilum nachgewiesen. Im Gegensatz zu *L. mittendorfi*, der sich erst in der Montansavanne über 2700 m findet, wurde das ♂ im Farmland in 2050 m Höhe gefangen. Die Gau-

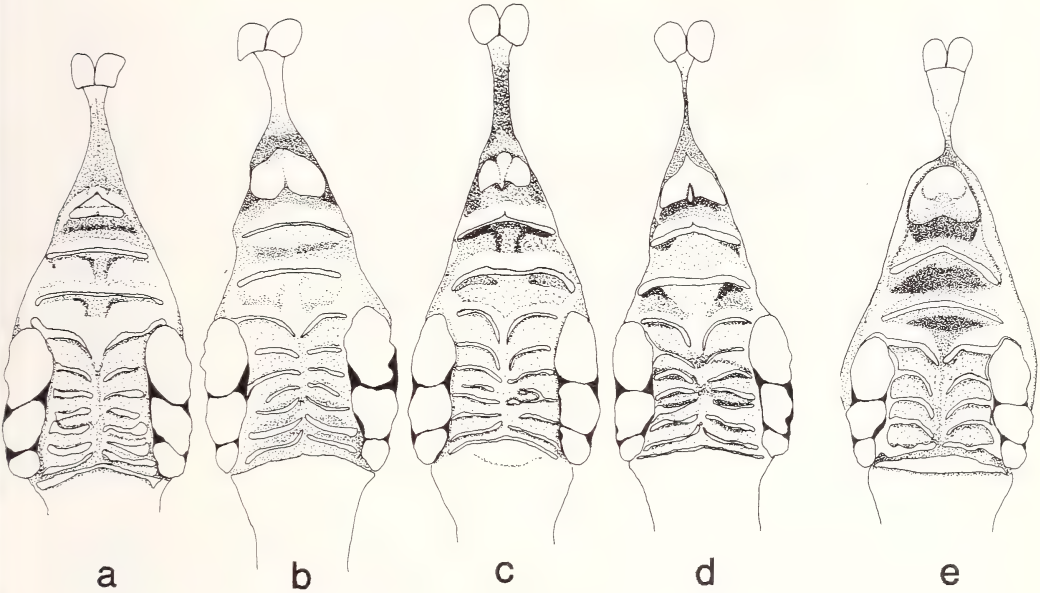


Abb. 4: *Praomys hartwigi* (a: ZFMK 91.243, b: ZFMK 91.245, c: ZFMK 91.247, d: ZFMK 91.241) und *Praomys jacksoni* (e: ZFMK 91.249) aus dem Oku-Gebirge.

menfaltenformel ist gleich der von *L. mittendorfi* 2 + 5 = 7. Der vordere Wulst ist auch hier herzförmig, aber die höchste Erhebung liegt nahe dem Einschnitt des Herzens. Ob dies als konstantes Unterscheidungsmerkmal zu *L. mittendorfi* herangezogen werden kann, muß zunächst offen bleiben. Die erste Falte ist auch hier ein schmaler, nach vorn abfallender Grat. Die zweite Falte ist durchgehend. Die von Eisentraut (1969) beschriebene Unterbrechung, die er bei allen seinen Stücken (unter denen auch *mittendorfi* waren) fand, ist also nicht absolut arttypisch. Die Falten drei bis sechs sind nach hinten, die letzte Falte leicht nach vorn gerichtet. Diese letzte Falte ist bei dem Oku-Stück stark in einzelne Erhebungen aufgeteilt (Abb. 3d–f).

Praomys hartwigi Eisentraut, 1968

Material: 3 ♂, 1 ♀ (ZFMK 91.241, 243, 245, 247). — Die Formel entspricht dem von Eisentraut *morio*-Typ genannten Muster 2 + 7 = 9. Der vordere Wulst ist dreieckig bis herzförmig und von einer mehr oder weniger ausgeprägten Furche geteilt. Die erste Falte ist konvex gewölbt und zeigt bei zwei der vier mir vorliegenden Stücke die von Eisentraut beschriebene Zuspitzung. Zwei der Tiere haben eine einfache, konvex gebogene zweite Falte, während bei den beiden anderen Tieren diese Falte in der Mitte leicht nach hinten gewölbt ist. Die erste intermolare Falte beginnt am oberen Rand des ersten Molaren und verläuft von dort weit nach hinten in das intermolare Feld. Sie ist in der Mitte wie alle übrigen Intermolarfalten von einer Furche unterbrochen. Die Biegung ist bei den folgenden Falten weniger deutlich, die zwei bis drei letzten sind sogar zur Mitte hin nach vorn geneigt. Alle Falten sind kräftig ausgeprägt, und nur in einem Fall ist eine Unregelmäßigkeit zu erkennen, die 6. und 7. Falte bilden eine gemeinsame Y-Struktur. Die ohnehin eng beieinanderliegenden Falten sechs und sieben sind möglicherweise durch Aufspaltung entstanden (Abb. 4a–d).

Praomys jacksoni (De Winton, 1897)
Der einzige zur Verfügung stehende Schädel stammt von einem am Mt. Oku in 1450 m Höhe gefangenen ♂ (ZFMK 91.49). Damit ist diese Art erstmalig am Oku nachgewiesen. — Im Gegensatz zu *Praomys hartwigi* repräsentiert *P. jacksoni* nicht den *morio*-Typ, seine Gaumenfaltenformel lautet 2 + 5 = 7. Der Wulst ist herzförmig ohne Furche in der Mitte, die erste Falte öffnet sich V-förmig nach hinten, während die zweite leicht konvex gewölbt ist. Zwischen den Molaren sind die Schenkel der Falten drei bis sechs zur Mitte hin nach hinten gebogen, die letzte ist gegensätzlich geneigt. Alle intermolaren Falten sind durch eine Furche geteilt (Abb. 4e).

Diskussion

Eisentraut (1976) zeigte, daß die Gaumenfaltenmuster der Säugetiere ein taxonomisch wertvolles Merkmal sein können. Für viele afrikanische Muriden liegt allerdings nicht genügend Material vor, um artkonstante und artspezifische Strukturen von inter- und intraspezifischer Variation sicher trennen zu können.

Dem Oku-Gebirge gebührt besondere Aufmerksamkeit, da es als letzter noch bestehender Brückenpfeiler einer Montanwaldverbindung zwischen Ost- und West-Afrika während des Gamblium-Pluvials anzusehen ist (Eisentraut 1968). Der nach diesem letzten Pluvial isolierte Montanwald am Kilum beherbergt viele Endemiten, deren genaue stammesgeschichtliche Einordnung oft schwierig ist; selten beachtete Merkmale wie die Gaumenfalten können vielleicht zusätzliche Information liefern.

Die erste Erhebung im Bereich des Gaumens, der hier nicht als Falte mitgezählte Wulst, läßt in den Gattungen *Otomys* und *Lemniscomys* eine Unterscheidung zwischen den beiden jeweils betrachteten Arten zu. *Otomys occidentalis* unterscheidet sich in der Form der Gaumenfalten nur geringfügig von *Otomys burtoni*, die Schenkel des präpalatalen Wulstes sind aber bei *O. occidentalis* deutlich weiter nach hinten gezogen und umfassen einen größeren Raum als bei *O. burtoni*. Auch bei *Lemniscomys striatus* und *L. mittendorfi* ist dieser präpalatale Wulst deutlich verschieden ausgebildet. Er ist bei beiden Arten etwa herzförmig, aber bei *L. striatus* befindet sich eine Erhebung auf dem unteren Ende der Längsachse, während die Erhebung bei *L. mittendorfi* weit nach vorn in die Spitze des Herzens gerückt ist. Für beide Gattungen muß weiteres Vergleichsmaterial zeigen, ob die gefundenen Unterschiede artkonstant sind. Ein im Feld präparierter Karyotyp von *Lemniscomys mittendorfi* zeigt einen deutlich von *L. striatus* verschiedenen Chromosomensatz. Nach vorläufigen Analysen hat *Lemniscomys mittendorfi* ungefähr 2N = 56 Chromosomen und eine Armzahl von NF = 66–72 (Fülling, unpubl.). *L. striatus* hat mit 2N = 44 deutlich weniger Chromosomen bei etwa gleicher Armzahl, NF = 72 (Van der Straeten & Verheyen 1978). Die Anzahl metazentrischer Chromosomen ist deutlich verschieden, bei *L. mittendorfi* finden sich nur maximal 2 Paare + Geschlechtschromosomen, während für *L. striatus* 6 + 1 Paare angegeben werden.

Lamottemys okuensis zeigt gegenüber der nächstverwandten Form *Oenomys hypoxanthus* (Petter 1986, Dieterlen & Van der Straeten 1988) eine um 1 intermolare Falte vermehrte Gaumenfaltenformel. Der Bamenda-Banso-Endemit *Praomys hartwigi* wurde in vier verschiedenen Exemplaren abgebildet, um die intraspezifische Variabilität zu zeigen. Der erstmalig am Oku gefundene *Praomys jacksoni* gehört einem anderen Gaumenfaltentyp an und läßt sich leicht von *hartwigi* unterscheiden. Schon Eisentraut (1969) beschrieb die beiden unterschiedlichen Gaumenfaltenmuster mit 7 und 5 intermolaren Falten.

Danksagung

Ich danke Heather L. Macleod und John Parrott für die freundliche Aufnahme im Kilum Mountain Forest Camp, Prof. Roger Fozzo für die Hilfe bei der Erlangung und dem Ministre du Tourisme für die Erteilung der Forschungsgenehmigung, der Richard-Winter-Stiftung für finanzielle Unterstützung und im besonderen Dr. Rainer Hutterer für Anregungen, Anleitungen und die kritische Durchsicht dieses Manuskripts.

Zusammenfassung

Die Gaumenfaltenmuster einiger Muriden aus dem Oku-Gebirge werden beschrieben und miteinander verglichen. *Otomys occidentalis*, dessen Gaumenfalten erstmalig beschrieben und abgebildet werden, und *Otomys burtoni* können ebenso wie *Lemniscomys mittendorfi* und *Lemniscomys striatus* anhand einer vor der ersten Falte gelegenen Wulstes unterschieden werden. Zum ersten Male werden auch die Gaumenfalten von *Lamottemys okuensis* beschrieben und mit der nächstverwandten Gattung *Oenomys* verglichen. Um die geringere intraspezifische Variation zu zeigen, werden weitere Stücke von *Praomys hartwigi* dargestellt. Zum Vergleich wird *Praomys jacksoni*, der erstmals im Oku-Gebirge gefangen wurde, gegenübergestellt.

Literatur

Dieterlen, F. & E. Van der Straeten (1988): Deux nouveaux specimens de *Lamottemys okuensis* Petter, 1986 du Cameroun. — Mammalia 52: 379—385.

Eisentraut, M. (1968): Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170—175.

Eisentraut, M. (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. — Zool. Jb. Syst. 96: 478—490.

Eisentraut, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. — Bonn. zool. Monogr. 8: 1—214.

Petter, F. (1986): Un rongeur nouveaux du Mont Oku (Cameroun) *Lamottemys okuensis*, gen. nov., sp. nov., (Rodentia, Muridae). — Cimbebasia, Ser. A 8 (12): 97—105.

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen (1978): Karyological and morphological comparisons of *Lemniscomys striatus* (Linneaus, 1758) and *Lemniscomys bellieri* (Van der Straeten, 1975) from Ivory Coast. — Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 6: 41—47.

Olaf Fülling, c/o Abt. Theriologie, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 423—432	Bonn, Oktober 1992

Über evolutive Beziehungen zwischen den Brillenvögeln der Gattung *Speirops* (Aves, Zosteropidae) von West-Kamerun und den Inseln im Golf von Guinea

Alfred Feiler & Tilo Nadler

Abstract. Four species of the genus *Speirops* occur in allopatry on three islands in the Gulf of Guinea and on Mt Cameroon. Morphological, biological and ecological characters of all populations have been studied in order to understand their evolutionary history. All four are morphologically well characterized and differ in the morphometric relations of wing, tail and tarsus length. Size relations within species follow the same tendency as the different species could have followed on their phylogenetic way from a hypothetical primitive ancestor. The study of morphological character combinations suggests that all four *Speirops* species form a monopyletic group and may be regarded as members of a superspecies.

Key words. Aves, Zosteropidae, *Speirops*, island evolution, Cameroon, Gulf of Guinea.

Einleitung

Eisentrauts Beobachtungen, sein Sammlungsmaterial und besonders seine Publikationen über die Wirbeltiere von Kamerun und Bioko (Fernando Poo) haben in ihrer Komplexität ein faszinierendes Bild über die Faunenentwicklung am Golf von Guinea entstehen lassen und zu weiterer detaillierter Arbeit angeregt. Gegenstand seiner Untersuchungen waren auch die Brillenvögel *Speirops melanocephalus* vom Kamerunberg und *Speirops brunneus* von Bioko, zwei bislang weniger bekannte *Speirops*-Arten der vier auf das Gebiet des Golfs von Guinea beschränkten Angehörigen dieser Gattung. Von *Speirops leucophoeus* der Insel Principe und *Speirops lugubris* von Sao Tome wußten die Ornithologen mehr. Die geringe Materialgrundlage verbesserte insbesondere R. de Naurois (1983) in den siebziger Jahren. Schließlich hatten die Autoren selbst Gelegenheit, während eines zweimaligen bzw. einmaligen mehrwöchigen Aufenthaltes auf Sao Tome *Speirops lugubris* zu beobachten und Daten zu sammeln. Es stellt sich die Frage nach Herkunft und Verwandtschaft der vier *Speirops*-Formen.

Eine Sichtung der Literatur ergibt dazu verschiedene Standpunkte. Stresemann (1948) erwähnt anhand eines Exemplares von *Speirops brunneus* die deutliche Abweichung dieser Form von den anderen drei und nimmt sie aus der Gattung *Speirops* heraus. Amadon (1953) bleibt bei vier *Speirops*-Formen und sieht eine Erklärung für ihre Verschiedenheit in dem Trend zur Divergenz bei Inselformen. Später gibt es sogar Überlegungen im Hinblick auf einen der seltenen Fälle, in welchem eine Besiedelung des Festlandes von einer Insel aus erfolgt sein könnte (Amadon & Basilio 1957). Bekanntermaßen stehen sich *S. melanocephalus* und *S. lugubris* morphologisch so nahe, daß sie auch als Rassen einer Art geführt werden. Auch Moreau (1957) mangelte es für seine Revision an ausreichendem Material von *S. brunneus*. Er sieht in dieser Form in Bezug auf die Schwanz-Flügel-Relation von 82 % eine Extremform, auch im Vergleich zu dem kurzschwänzigen *S. lugubris*, wobei er leider mit dem Wert von 61,8 % einem Irrtum unterliegt, der auch sein Übersichtsgeogramm betrifft. Für ihn ist *S. lugubris* konspezifisch mit *S. melanocephalus*. Nach Moreau sind *S. brunneus* und *S. leucophoeus* in verschiedenen Linien von den zwei übrigen *Speirops* abgeleitete Formen. Er spricht von zwei verschiedenen Besiedelungen der Inseln durch Zosteropiden: Festland—Insel und Insel—Insel, wobei offenbleibt, welche Inselform direkt von der Festlandsform und welche von einer anderen Inselform abstammt.

Eisentraut (1968, 1973) findet wesentlich mehr Gemeinsamkeiten zwischen *S. melanocephalus* und *S. brunneus* als Stresemann (1948) und geht auch von vier *Speirops*-Formen aus.

Wir ordnen aufgrund vieler, in obiger Literatur ausgewiesener Gemeinsamkeiten die vier Formen ebenfalls der Gattung *Speirops* zu, stellen aber erneut die Frage nach Verbindendem und Trennendem, nach dem Gang der Evolutionsprozesse in dieser Gattung. Leider müssen wir uns weitgehend auf morphologische Befunde beschränken, da anderes Material (z. B. Angaben zur Fortpflanzungsbiologie und Stimmenaufnahmen) nur in geringem Umfang zur Verfügung steht.

Material und Methode

Grundlage der morphologischen Betrachtungen ist foldendes Balgmaterial: 13 Ex. *S. melanocephalus*, 11 Ex. *S. brunneus*, 10 Ex. *S. leucophoeus*, 36 Ex. *S. lugubris*. Die Stücke stammen vom Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, vom Zoologischen Museum Berlin, vom Naturkundemuseum Stuttgart und vom Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden. Wir danken Frau Dr. R. van den Elzen, Bonn, und den Herren Dr. G. Mauersberger, Berlin, Dr. C. König, Stuttgart, sowie S. Eck, Dresden, für die Materialbereitstellung. Herrn S. Eck danken wir auch für die Diskussion kritischer Fragen und Herrn A. Lippert, Meißen, für die Anfertigung der Farbtafel.

Gemessen wurde: Flügellänge mit Anschlaglineal am zusammengelegten Flügel vom Flügelbug bis zum Ende der längsten Handschwinge (kein Maximalmaß, Flügel bleibt beim Messen am Körper); Schwanzlänge mit Stechzirkel vom Austritt der Spulen aus der Haut bis zum Ende der längsten Schwanzfeder; Flügelspitze mit Schublehre am zusammengelegten Flügel, vom Ende der längsten Armschwinge bis zum Ende der längsten Handschwinge; Lauflänge mit Schublehre unter dem Binokular, von einer leichten Einbuchtung unterhalb des oberen Tarso-Metatarsalgelenkes bis zum Ende des zweiten kleinen Schildes vor den Zehen; Schnabellänge mit Schublehre vom Federansatz der Stirn bis zur Schnabelspitze.

Die Angaben zur Färbung der Hornteile und der Iris, zum Gewicht, Mauserzustand und zur Gonadenentwicklung stammen von den Etikettnotizen bzw. von eigenen Felduntersuchungen (*S. lugubris*).

Ergebnisse und Diskussion

Der Übersicht bei Moreau (1957) über Färbung und Zeichnung der *Speirops*-Formen sowie den wesentlichen Ergänzungen durch Eisentraut (1968) ist wenig hinzuzufügen. Zur Ähnlichkeit der Gesamtfärbung von *S. melanocephalus* und *S. lugubris*, die von den genannten Autoren und auch anderen beschrieben worden ist, kommt die olivgrüne Farbtönung, die beiden Formen eigen ist, bei der letztgenannten intensiver. Allerdings ist zu bemerken, daß Eisentraut einen *S. melanocephalus* (ZFMK 61 179) in etwa 3000 m Höhe gesammelt hat, der durch seine durchweg viel grauere Färbung, die hellere Kehle und einen kürzeren Schnabel, gegenüber den in niederen Lagen gesammelten Exemplaren auffällt.

In Bezug auf die extrem helle Gesamtfärbung von *S. leucophoeus*, die ihn auf den ersten Blick von den übrigen *Speirops*-Formen so deutlich abhebt, ist zu erwähnen, daß der weißliche Kopf nur der Eindruck des helleren Federoberteiles ist. Die Federn sind am Grunde grau. Ein Jungvogel (ZFMK 73482) hat eine bräunlich-weiße Kopfplatte, bei adulten Tieren ist die Kopfplatte nur angedeutet, aber immer zu erkennen. Alle vier Formen haben eine helle Befiederung des Metatarsalgelenkes, die bei *S. brunneus* am wenigsten auffällt. Bemerkenswert ist die braune Unterflügelfärbung von *S. brunneus*, bei allen anderen Formen ist sie weiß bis bräunlich-weiß.

Die Läufe und Füße von *S. melanocephalus* und *S. lugubris* sind mehr oder weniger hell-hornfarben, bei den anderen zwei Formen dunkler, insbesondere die Füße, wobei die gelben Zehenunterseiten bei *S. leucophoeus* auffällig sind. Die Irisfarben sind bei *S. melanocephalus* blaßgelb, bzw. weißgelblich, bei *S. brunneus* hellbraun, bei *S. leucophoeus* braun (hier nach Finsch 1901, da Etikettnotizen fehlen), bei *S. lugubris* rotbraun, braun oder dunkelbraun. *S. melanocephalus* hebt sich durch die helle Irisfarbe von den anderen Formen ab.

Tabelle 1: Mauserzustand und Gonadenentwicklung der *Speirops*-Arten.

Art	untersuchte Exemplare		mausernde Exemplare			Gonadenentwicklung			
	Anzahl	Monat	Großgefieder		Kleingefieder	stark		schwach	
			♂	♀	♂	♂	♀	♂	♀
S. melanocephalus	4	Februar	—	—	—	—	—	1	1
	1	März	—	—	—	—	—	1	—
	7	April	—	1	—	1	—	—	—
	1	November	—	—	—	1	—	—	—
S. brunneus	1	Januar	—	—	—	—	—	—	—
	6	Oktober	—	—	—	—	—	—	—
	4	Dezember	—	—	—	2	—	—	—
S. leucophoeus	3	Februar	—	—	—	1	—	—	—
	1	April	—	1	—	—	—	—	—
	2	Juni	1	—	—	—	—	—	—
	2	Juli	1	—	—	1	—	—	—
	1	August	—	—	—	—	—	—	—
S. lugubris	1	Februar	—	1	—	—	1	—	—
	2	März	—	—	—	2	1	—	—
	6	Juni	5	—	3	1	—	1	—
	10	Juli	—	—	—	1	1	—	—
	2	August	—	—	—	—	—	—	—
	1	September	—	—	—	1	—	—	—

Tabelle 2: Verteilung der Schwingenformeln bei den *Speirops*-Arten

Art	Anzahl der Ex. bei jeweiliger Schwingenformel				
	9.=2.	9.=3.	9.≧4.	9.≧5.	9.≧6.
S. melanocephalus	1	5	3	2	—
S. brunneus	—	1	5	4	—
S. leucophoeus	—	—	*1*	*4*	*1*
S. lugubris	—	—	6	15	5

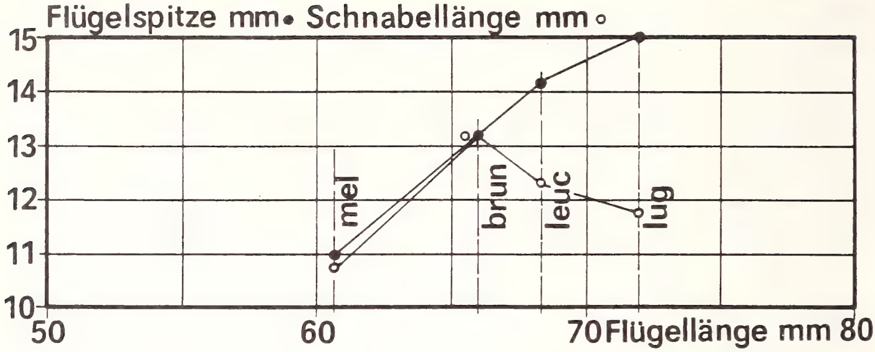


Abb. 1: Korrelation von Flügelspitze und Schnabellänge zu Flügellänge der *Speirops*-Arten.

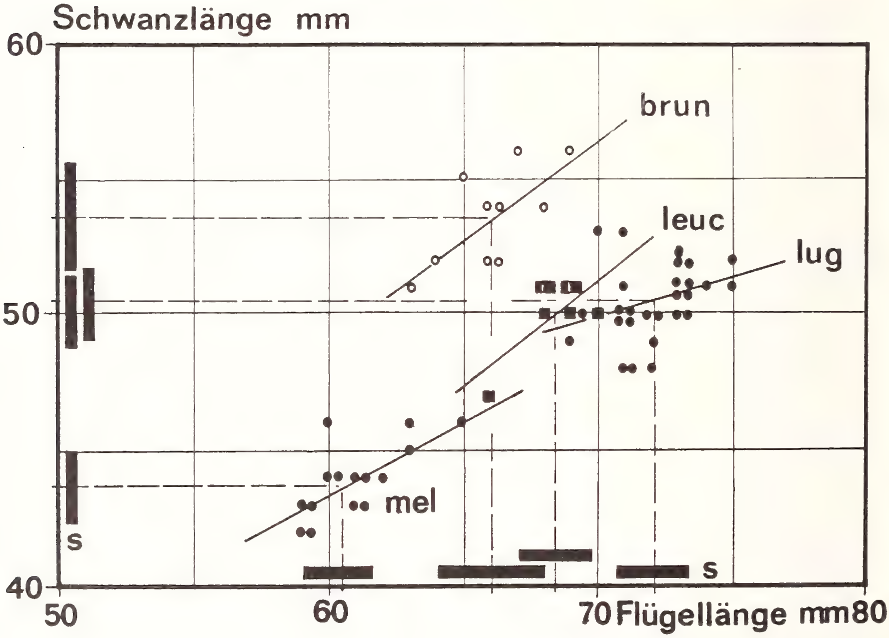


Abb. 2: Korrelation von Schwanzlänge zu Flügellänge der *Speirops*-Arten. (s = Standardabweichung).

S. brunneus hat gegenüber den anderen drei *Speirops*-Arten, deren Schnabelgrößen und -formen sich annähernd gleichen, einen längeren, pfriemenförmigen Schnabel.

Bemerkenswert ist, daß zwei Formen, nämlich *S. melanocephalus* und *S. brunneus*, ausgesprochene Bewohner höherer Berglagen sind. Hier erscheint die Feststellung bei Eisentraut (1982) wichtig, daß ersterer dort tiefer geht, wo Schläge den Wald aufgelockert haben. Beide Formen wurden auch auf den Hochsavannen beobachtet. Fraglich ist, ob nicht auch der Mensch die Höhenverbreitung von *S. lugubris* auf Sao Tome beeinflußt hat, wo die Form von der Niederung bis in die höchsten Berglagen vorkommt. Hat vielleicht das ursprüngliche Savannengebiet nicht auch schon immer deren Lebensansprüchen genügt? Wir haben ihn jedenfalls im dichten Niederungsregenwald seltener angetroffen. Auf Sao Tome bietet also ein Trockengebiet im Lee der Berge genauso Lebensmöglichkeiten wie ein Feuchtgebiet mit der zehnfachen Niederschlagsmenge. Die Vorfahren von *S. leucophoeus* haben von Anfang an auf Principe keine höheren Berglagen vorgefunden, er lebt dort offenbar in allen Höhen. Stresemann (1931: 204) schreibt, allerdings bezogen auf indo-australische Zosteropiden, daß „die ökologische Valenz sich innerhalb desselben Formenkreises ändert (letztes Wort nachgestellt), z. B. in der Weise, daß Hochgebirgsformen sich an Bedingungen des Tieflandes anpassen."

Mauserverhältnisse und Gonadenentwicklung sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Angaben bieten selbstverständlich kein repräsentatives Bild, da die Ergebnisse von den Zeiten der Sammelreisen abhängen. Man bekommt jedoch den Eindruck, daß mit Fortpflanzung während des ganzen Jahres zu rechnen ist. *S. leucophoeus* und *S. lugubris* zeigen keine Unterschiede. Atkinson et al. (1991) beobachteten *S. lugubris* im Dezember mit Nistmaterial.

Der Flügelbau der vier *Speirops*-Arten weist von der kleinsten bis zur größten Art einen kontinuierlichen Gestaltwandel auf. Entsprechend der Schwingenformel (Tabelle 2) bilden die Handschwingen von *S. melanocephalus* den rundesten Flügel. Mit zunehmender Flügellänge über *S. brunneus*, *S. leucophoeus* bis *S. lugubris* werden die Flügel auch spitzer. Die Flügelspitze nimmt mit der Vergrößerung der Flügel ebenfalls kontinuierlich zu (Abb. 1). Diese relative Verkürzung der Handschwingen ergibt mit zunehmender Flügellänge einen schmaleren Flügel.

Die morphometrischen Daten der 4 *Speirops*-Arten offenbaren einige interessante Zusammenhänge. Von besonderem Interesse für vergleichende Betrachtungen sind dabei die Maße von Flügellänge, Schwanzlänge und Lauflänge.[1] Die Schnabellängen zeigen innerhalb der Gattung ebenfalls deutliche Unterschiede (Abb. 1), sind aber zum einen durch die geringeren Absolutwerte und zum anderen durch stark unterschiedliches Wachstum bzw. durch Abnutzung der Hornscheiden mit größeren Fehlern behaftet und somit weniger für gesicherte Vergleiche geeignet.

Die Maßverhältnisse von Schwanz- und Flügellänge (Abb. 2) und Lauf- und Flügellänge (Abb. 3) zeigen deutliche Unterschiede zwischen den Arten. Dies betrifft sowohl die Absolutwerte der Meßgrößen als auch den Anstieg der Regressionsgeraden.[2] Diese Unterschiede werden bei den auf die Flügellänge bezogenen Größen (Schwanz-Flügel-Verhältnis; Lauf-Flügel-Verhältnis) noch klarer (Abb. 4).

Innerhalb der Arten weisen mit zunehmender Flügellänge *S. lugubris* eine geringere Zunahme der Schwanzlänge auf, *S. brunneus* und *S. leucophoeus* eine größere — und annähernd gleiche — während *S. melanocephalus* dazwischen liegt (Abb. 2).

---

[1] Die Meßwerte aller Meßgrößen sind normalverteilt.
Die Prüfung und Auswertung erfolgte graphisch mittels Wahrscheinlichkeitspapier und mit Hilfe von Normalscores.

[2] Die Abhängigkeit der Maße der Schwanzlängen ist statistisch gesichert. Der Korrelationskoeffizient liegt über den tabellierten Zufallhöchstwerten der Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %.
Die Abhängigkeit der Maße der Lauflängen konnte statistisch nicht gesichert werden, doch weisen die Regressionsgeraden gleichsinnig einen negativen bzw. nahezu keinen (*S. lugubris*) Anstieg auf, was für eine Aussage zur Tendenz ausreichend ist.

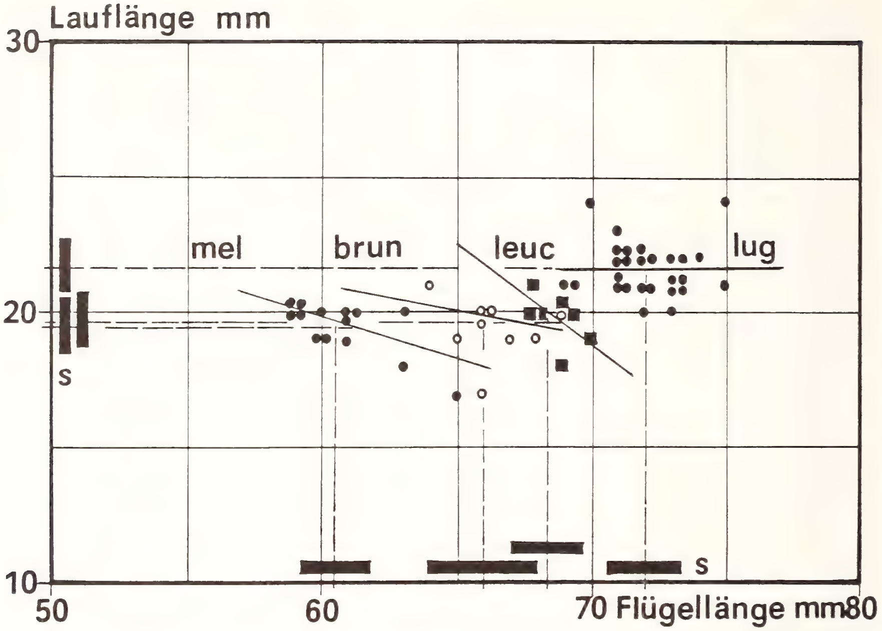


Abb. 3: Korrelation von Lauflänge zu Flügellänge der *Speirops*-Arten (s = Standardabweichung).

Innerhalb der Gattung wiederholt sich mit dem Schwanz-Flügel-Verhältnis ein ähnliches Bild (Abb. 3). Den niedrigsten Wert hat *S. lugubris*, darüber liegt *S. melanocephalus*, und höhere Werte haben *S. leucophoeus* und *S. brunneus*.

Auch Relationen der Lauflänge innerhalb der Art und deren maßliche Stellung in der Gattung zeigen Zusammenhänge. Obwohl hier der Zusammenhang zwischen Anstieg der Regressionsgeraden und Lauf-Flügel-Verhältnis nicht so eng ist, läßt sich die Tendenz eindeutig erkennen. Der negative Anstieg der Regressionsgeraden von *S. brunneus* und *S. leucophoeus* spiegelt sich in den niedrigen Lauf-Flügel-Verhältnissen wider, während *S. lugubris* mit der nahezu anstiegslosen Regressionsgeraden auch ein höheres Lauf-Flügel-Verhältnis aufweist. Diese Zusammenhänge lassen sich recht zwanglos erklären:

Mit der Besiedelung der Inseln durch eine Gründerpopulation, die bei den standorttreuen Brillenvögeln sicher nicht sehr individuenreich war, gelangten nur bestimmte und mehr oder weniger zufällige, dem Genpool der Ursprungsart entstammende, genetisch fixierte Merkmalskombinationen mit ihren Trägern in die Isolation.

Je kleiner eine Gründerpopulation ist, desto größer ist jedoch der Betrag der Unbestimmtheit in der Entwicklung (Mayr 1967). Experimentell wurde dies bereits schon von Dobzhansky & Pavlovsky (1957) nachgewiesen.

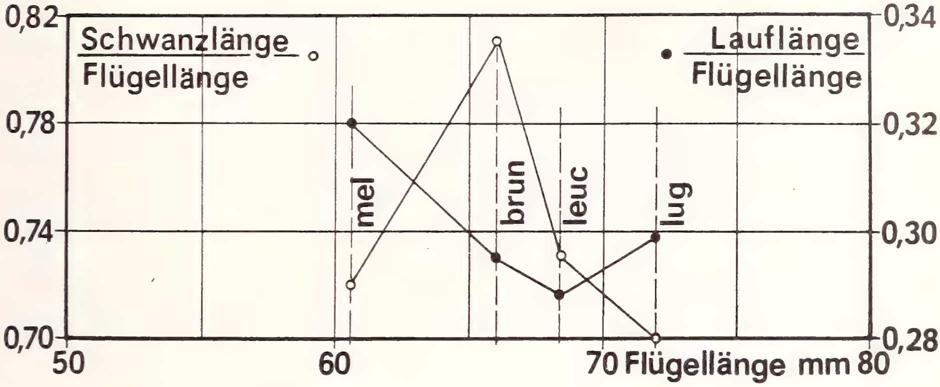


Abb. 4: Korrelation von Schwanz-Flügel-Verhältnis und Lauf-Flügel-Verhältnis zu Flügellänge der *Speirops*-Arten.

Jede Gründerpopulation hatte damit ihr eigenes und von den anderen verschiedenes „Entwicklungsprogramm". Das betrifft sowohl Farbkombinationen wie auch Größenrelationen. Ein starker Selektionsdruck, der Entwicklungen kanalisieren könnte, ist bei diesen sehr ähnlichen ökologischen Verhältnissen auf den Inseln kaum anzunehmen.

Jede Inselpopulation hatte schließlich die ihr eigene Korrelation der Maße, die sich im Anstieg der Regressionsgeraden darstellt. So ging bzw. geht beispielsweise eine Vergrößerung der Flügel in der Population auf Sao Tome (*S. lugubris*) einher mit einer geringeren Verlängerung des Schwanzes als in der Population von Principe (*S. leucophoeus*) (Abb. 2).

Die morphologischen Veränderungen der Inselpopulationen gegenüber der Ursprungsform erfolgten offenbar in der Richtung, die jetzt noch in den Maßkorrelationen der einzelnen Populationen erkennbar sind. Die Lage der Regressionsgeraden läßt damit auch den Schluß zu, daß die Ursprungsform eine geringe Größe hatte und die Differenzierung auf dem Wege der Vergrößerung der Inselformen erfolgte. Daß *S. melanocephalus* auf dem Kontinent die kleinste Art ist, würde diese Hypothese stützen.

Betrachtet man die Diagramme unter der Annahme, daß die Ursprungsform aller *Speirops*-Arten die Proportionen der Festlandart *S. melanocephalus* aufwies, läßt sich die Abb. 4 einleuchtend interpretieren. Besonders deutlich werden die Zusammenhänge auch durch den positiven Anstieg der Regressionsgeraden bei Schwanz- und Flügellänge und den negativen bei Lauf- und Flügellänge. Es sind zufällig zwei gegensätzlich gerichtete Tendenzen der Merkmalskombinationen, die sich aber harmonisch in das Bild einfügen. Scheinbar nicht in diese Konzeption paßt der Anstieg der Regressionsgeraden der Schwanz- und Flügellänge bei *S. brunneus* (Abb. 2). Er müßte steiler verlaufen, da das Verhältnis Schwanz-Flügellänge innerhalb der Gattung am höchsten ist.

Beachtet man jedoch, daß Schwanz- und Flügellänge dieser Art eine wesentlich größere Standardabweichung und damit auch einen deutlich höheren Variationskoeffizienten aufweisen, ist dieses Schwanz-Flügel-Verhältnis durchaus erklärlich. Die Ursache dieser größeren Variationsbreite könnte eine Merkmalseigenschaft sein, die die Gründerpopulation mitgebracht hat. Denkbar wäre aber auch, daß diese dem Festland am nächsten liegende Insel am häufigsten Vögel vom Kontinent erreichten, wodurch sich eine größere Variationsbreite dieser Maße einstellte. Beispiele einer Vergrößerung der Variationsbreite bei Vermischung differenzierter Formen sind bekannt (Mayr 1967).

Die Standardabweichung der Lauflänge von *S. brunneus* stimmt mit der der übrigen Arten überein, und hier fügt sich diese Art auch gut in das Bild der Gattung (Abb. 4).

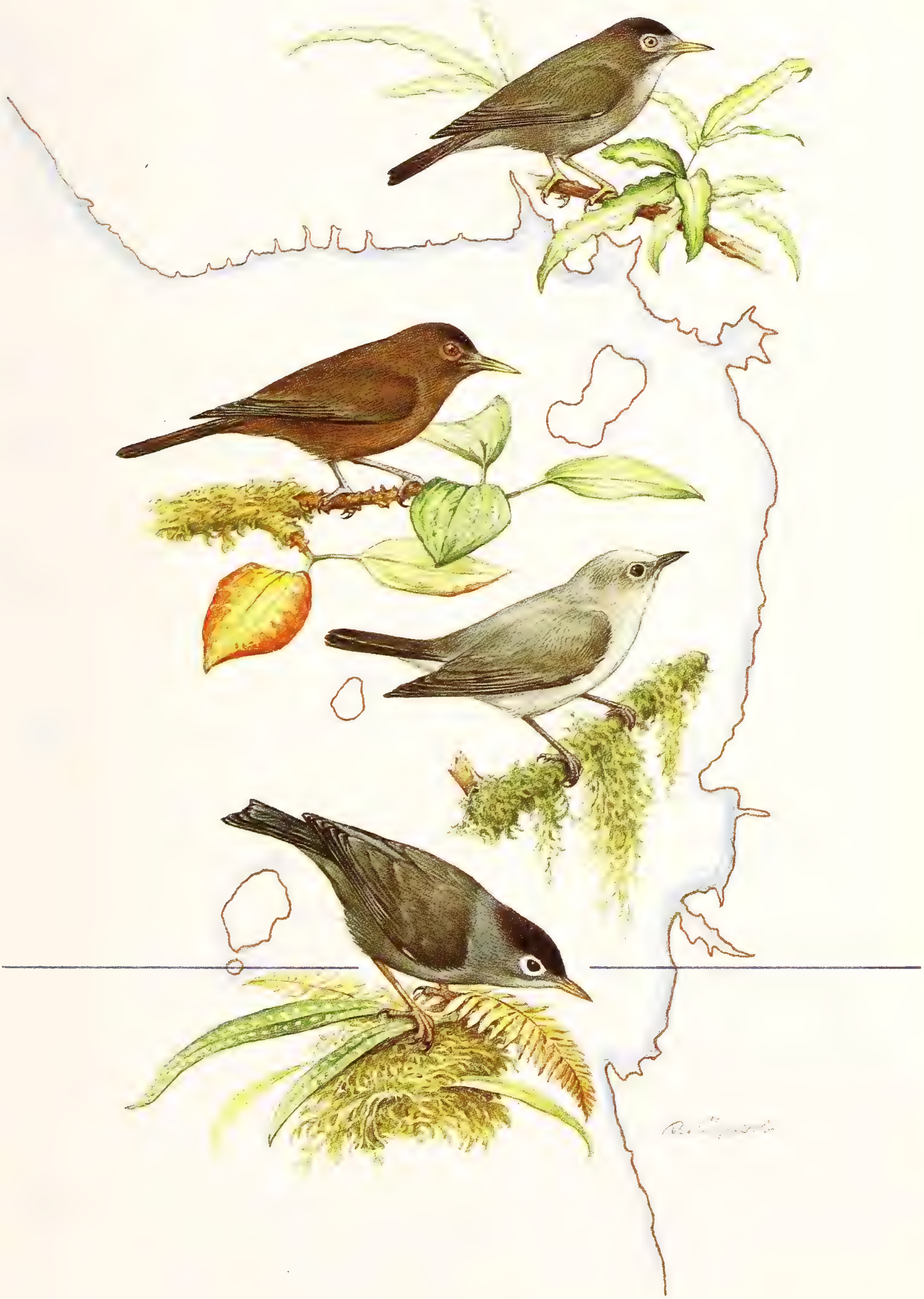
Die Tendenz der Laufverkürzung bei zunehmender Flügellänge zeigt bereits *S. melanocephalus* als postulierte Ausgangsform. Die größeren Formen haben dann auch tatsächlich ein niedrigeres Lauf-Flügel-Verhältnis (Abb. 4). Innerhalb der Art *S. lugubris* findet keine Laufverkürzung mit zunehmender Flügellänge statt (Anstieg der Regressionsgerade ≈ 0), was sich wiederum in einem höheren Lauf-Flügel-Verhältnis ausdrückt (Abb. 4).

Für die Gattung *Speirops* zeigt sich damit, daß hier eine nichtadaptive Radiation stattgefunden hat, wobei die Entwicklungsrichtung der deutlichsten und am leichtesten zu erfassenden morphometrischen Maße der einzelnen Formen in den Korrelationsverhältnissen zu erkennen sind. Gleiche Prinzipien mögen für die farbliche Differenzierung Gültigkeit haben, was jedoch aufgrund der Meßbarkeit wesentlich schwieriger nachzuweisen sein dürfte. Es entsteht jedoch der Eindruck, daß zwischen Färbung und Morphometrie eine pleiotrope Genwirkung besteht.

Der Ähnlichkeit in den Proportionen zwischen *S. melanocephalus* und *S. lugubris* entspricht auch die farbliche Nähe, während *S. brunneus* und *S. leucophoeus* mit teilweise größeren Proportionsverschiebungen auch farblich deutlicher von *S. melanocephalus* verschieden sind. Diese Sicht würde die Auffassungen von Eisentraut (1968) bestätigen, daß die Unterschiede der 4 Formen nicht prinzipieller, sondern nur gradueller Art sind.

Bei den Zosteropidae lassen sich innerhalb der Formen möglicherweise besonders gut phylogenetische Entwicklungstrends verfolgen, nach denen sich diese von einer Ursprungsform differenziert haben. Die Brillenvögel neigen offenbar zur Speziation. In kleinen Arealen, insbesondere auf Inseln, oft nur durch unbedeutend erscheinende Schranken wenige Kilometer breiter Meeresarme getrennt, haben sie unterscheidbare Formen gebildet (Mayr 1942). Ein wesentlicher äußerer Faktor sind die oft gleichartigen ökologischen Bedingungen bei benachbarten Formen, die eine

Abb. 5: Die vier *Speirops*-Arten im Gebiet des Golf von Guinea; von oben nach unten:
S. melanocephalus vom Kamerunberg,
S. brunneus der Insel Bioko,
S. leucophoeus der Insel Principe und
S. lugubris der Insel Sao Tome.



nichtadaptive Radiation ohne formenden Selektionsdruck ermöglichen. Es scheint lohnenswert, ähnliche Gruppen zu untersuchen, um zu ermitteln, ob hier regelhafte Abläufe vorliegen.

Zusammenfassung

Die vier Arten der Gattung *Speirops* sind allopatrisch über 3 Inseln im Golf von Guinea und den Kamerunberg verbreitet. Sie sind morphologisch gut differenziert. Auch die morphometrischen Verhältnisse von Flügel-, Schwanz- und Lauflängen der Arten sind verschieden. Diese Größenrelationen innerhalb der Arten — im Rahmen ihrer Variationsbreiten — zeigen die gleichen Tendenzen, die die jeweiligen Arten auf dem phylogenetischen Weg der Differenzierung von einer Ursprungsform zurückgelegt haben könnten. Die morphologischen Merkmalskombinationen legen den Schluß nahe, daß es sich bei den *Speirops*-Arten um eine monophyletische Gruppe handelt, deren Arten zu einer Superspezies zusammengefaßt werden können.

Literatur

Amadon, D. (1953): Avian systematics and evolution in the Gulf of Guinea. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 100: 399—458.

Amadon, D. & A. Basilio (1957): Notes on the birds of Fernando Poo Island, Spanish Equatorial Africa. — Am. Mus. Novit. 1846: 1—7.

Atkinson, P., N. Peet & J. Alexander (1991): The status and conservation of the endemic birds species of Sao Tome and Principe, West Africa. — Bird Conservation International 1: 255—282.

Dobzhansky, T. & O. Pavlovsky (1957): An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. — Evolution 11: 311—319.

Eisentraut, M. (1968): Beitrag zur Vogelfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 49—68.

Eisentraut, M. (1970): Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau in Wissenschaft und Technik 3: 70—75.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428, 3 Taf.

Eisentraut, M. (1982): Im Schatten des Mongo-ma-loba. — B. Busse, Bonn.

Finsch, O. (1901): Zosteropidae. — Das Tierreich, 15. Lief., Friedländer & Sohn, Berlin.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. — Columbia University Press, New York.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. — P. Parey, Hamburg und Berlin.

Mayr, E. & R. J. O'Hara (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. — Evolution 40: 55—67.

Mees, G. F. (1957): A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part I). — Zool. Verhandel. 35: 1—204.

Mees, G. F. (1961): A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part II). — Zool. Verhandel. 50: 1—168.

Naurois, R. de (1983): Les oiseaux reproducteurs des îles de Sao Tome et Principe: Liste systematique commentee et indications zoogeographices. — Bonn. zool. Beitr. 34: 129—148.

Stresemann, E. (1948): A small contribution to the ornithology of Fernando Po. — Ibis 90: 334—335.

Stresemann, E. (1931): Die Zosteropiden der indoaustralischen Region. — Mitt. zool. Mus. Berlin 17: 201—238.

Dr. Alfred Feiler, Staatliches Museum für Tierkunde, Augustusstraße 2, O-8010 Dresden; Tilo Nadler, Langobardenstraße 98, O-8010 Dresden.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 433—476	Bonn, Oktober 1992

The species of the *Chamaeleo cristatus* group from Cameroon and adjacent countries, West Africa

Charles Klaver & Wolfgang Böhme

Abstract. A review of the *Chamaeleo cristatus* species group within the *Trioceros* section of *Chamaeleo* (sensu Klaver & Böhme 1986) is presented. It summarizes all available information (types, morphology, iconography, anatomy, taxonomy, distribution, ecology including parasitology) on the species *camerunensis*, *cristatus*, *eisentrauti*, *feae*, *montium*, *pfefferi*, *quadricornis*, and *wiedersheimi*. From the latter species, a new subspecies is described.

Key words. Reptilia, Sauria, Chamaeleonidae, *Chamaeleo cristatus* group, distribution, taxonomy, bibliography.

Contents

Introduction 433
Material 436
Methods 436
Systematics of the *C. cristatus* group 436
Key to the species 437
Historical review 438
The species of the *C. cristatus* group 445
  C. camerunensis 445
  C. cristatus 446
  C. eisentrauti 451
  C. feae 452
  C. montium 454
  C. pfefferi 462
  C. quadricornis 463
  C. wiedersheimi 466
Acknowledgements 470
Zusammenfassung 471
Literature 472

Introduction

The aim of this study is to present a taxonomic revision of a group of related species of chameleons, viz. the *C. cristatus* group that is distributed over Cameroon and adjacent countries. All relevant literature has been searched and the available information on systematics, morphology, distribution and biology compiled. In addition as much material as possible, present in zoological collections, has been studied. The species of the *C. cristatus* group recognised in this paper are: *C. camerunensis* Müller, 1909, *C. cristatus* Stutchbury, 1837, *C. eisentrauti* Mertens, 1968, *C. feae* Boulenger, 1906, *C. montium* Buchholz, 1874, *C. pfefferi* Tornier, 1900, *C. quadricornis* Tornier, 1899, and *C. wiedersheimi* Nieden, 1910.

The species of the *C. cristatus* group received relatively little attention in the past when compared to species of other species-groups. This appears partly to be due for want of material, partly, apparently, because the delimitation of the species concerned posed few problems. An explanation as to the scarcity of collection material of species such as *C. eisentrauti*, *C. pfefferi* and *C. quadricornis* and to a lesser extent *C. feae* and *C. wiedersheimi* lies in their limited distribution to relatively inaccessible locations. *C. eisentrauti*, *C. pfefferi* and *C. quadricornis* are only found in relict patches of montane rainforest confined to mountains or mountain ranges in the Cameroon-Nigerian hinterland. *C. feae* occurs in a similar habitat on the peaks of Fernando Poo (Bioko), whereas *C. wiedersheimi* has a somewhat wider distribution in either montane rainforest or montane grassland areas of most of the highlands of Cameroon and Nigeria. Ample material is available of *C. montium* that has a (sub-)montane distribution on mountains nearest to the coast, and of *C. cristatus*, a lowland species that has been recorded from the lowland rainforest of Ghana, Togo, Nigeria, Cameroon, Equatorial Guinea (Mbini and Bioko), Gabon, Central African Republic and Congo. Surprisingly, *C. camerunensis*, another lowland species with a distribution limited to the coastal plains south of Mt Cameroon, is one of the rarest species of the group although it was already described in 1909. Rarest of all is *C. pfefferi* that is known from only one male specimen originating from Mt Kupe, Cameroon.

Due to the disjunct (sub-)montane distribution of the majority of the species much of the material present in museum collections happens to be collected quite recently, during expeditions to these limited regions by, for instance, Eisentraut, Amiet, Perret and Böhme. *C. eisentrauti* was described only in 1968. Although *C. quadricornis* was described as early as 1899, female specimens were not discovered until 1968. Many new locations of *C. quadricornis* were recorded by Böhme (1975a & b) and the subspecies *C. q. gracilior* was described in 1981. The study of this recently acquired material combined with the study of largely unexamined material present in zoological collections allows us to define more clearly the taxa concerned and their geographical distribution. As a result the specific status of *C. camerunensis* and *C. feae* is endorsed, the subspecies *C. montium grafi* is shown to be invalid and a new subspecies of *C. wiedersheimi* is described.

From the accumulated information new questions arise inevitably. For instance, the geographical distribution of various species, notably *C. wiedersheimi* and possibly also *C. quadricornis*, is likely to be enlarged by future collection trips to less studied larger and lesser mountainous regions, e. g. Tchabal Mbabo, Tchabal Nganha, Tchabal Gangdaba, Mbang Mts, Gotel Mts, Mambila Mts, Mt Bana, Mt Mbapit, Mt Mbam and perhaps even Shebshi Mts, Hossere Mts and Alantika Mts. Moreover, new (sub-)species may be discovered as well. By bringing together the scattered references and newly acquired information we are able to formulate concisely the present state of our knowledge on the *C. cristatus* group that, we hope, will stimulate the future studies of these mountaineous regions in general and of this fascinating group of chameleons in particular and provide a proper framework to start from. Because the species of the group have also East African affinities (e.g. *C. deremensis*) we shall deal with the phylogeny and zoogeography in a forthcoming paper.

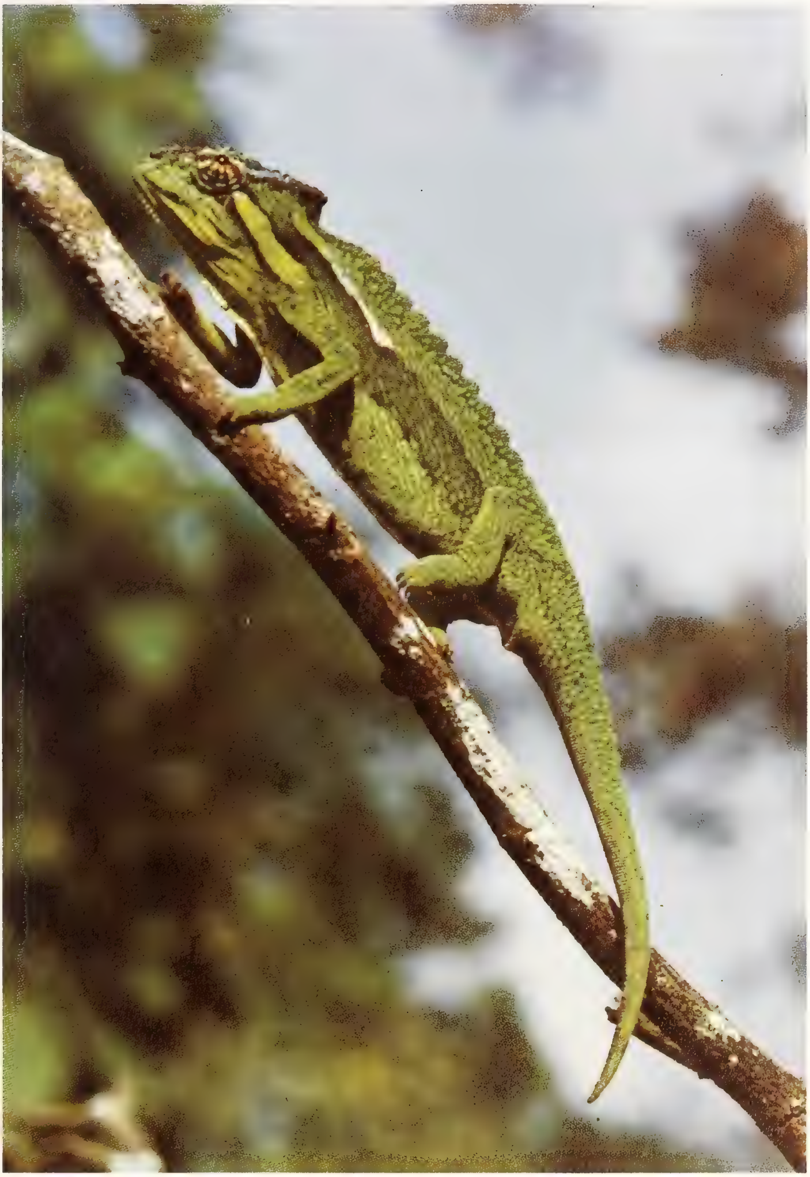


Plate 1: *Chamaeleo wiedersheimi perreti* ssp. n., — from Nsoung/Manengouba Mts (phot. J.-L. Perret).

Material

The material of this study originates from the following institutions (followed by the institutional acronyms in parentheses): Academy of Natural Sciences, Philadelphia (ANSP), American Museum of Natural History, New York (AMNH), British Museum (Natural History), London (BM), California Academy of Sciences, San Francisco (CAS), Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CM), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), Museo Civico di Storia naturale "Giacomo Doria", Genova (MCSN), Museum of comparative Zoology, Cambridge (MCZ), Muséum d'Histoire naturelle, Genève (MHNG), Muséum nationale d'Histoire naturelle, Paris (MHNP), Museum of Zoology, Michigan (MZM), Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH), Senckenberg Museum, Frankfurt a. M. (SMF), United States National Museum, Washington D.C. (USNM), Universitetets Zoologiske Museum, Copenhagen (UZM), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Zoologisch Museum, Amsterdam (ZMA), Zoologisches Museum der Universität, Berlin (ZMB), Zoologisches Museum der Universität, Hamburg (ZMH), Zoologische Staatssammlung, München (ZSM).

The material examined is listed with each species separately under the appropriate subheading. Altogether 831 specimens were examined comprising 11 specimens of *C. camerunensis*, 303 specimens of *C. cristatus*, 11 specimens of *C. eisentrauti*, 54 specimens of *C. feae*, 338 specimens of *C. montium*, 1 specimen of *C. pfefferi*, 27 specimens of *C. q. quadricornis*, 14 specimens of *C. q. gracilior*, 53 specimens of *C. w. wiedersheimi* and 20 specimens of *C. w. perreti* n. ssp.

Methods

After a short introduction into the systematics of the *C. cristatus* group, accompanied by a key to distinguish the species, a historical review of the literature on the *C. cristatus* group is given. Subsequently each species is discussed with the help of the following scheme:

1. Original description
2. Key to the subspecies
3. Type specimen, viz. precise reference to the types, discussion of number and kind of types and, if applicable, designation of types
4. Terra typica
5. Derivatio nominis
6. Synonymy
7. Subsequent studies
8. Specimens examined, i.e. reference to collection number, sex, locality of origin and dimensions (HBL = head-body length, TL = tail length)
9. Description, comprising information on external morphology, maximal dimensions, coloration, illustrations, karyology, hemipenis morphology, lung morphology, parasitology and biology
10. Status
11. Variation
12. Subspecies
13. Distribution, i.e. only new locality records and/or references to new material from known localities are given. Secondary literature references are omitted.
14. Biotope.

Systematics of the *C. cristatus* group

With only one exception the species of the *C. cristatus* group have always been classified in the genus *Chamaeleo*. Only the splitter Gray (1865) classified *C. cristatus* in a genus of its own, viz. *Pterosaurus*, before any other species of the group was known. Buchholz (1874a & b) did not follow Gray and considered the multitude of genera recognised by Gray synonymous to the genus *Chamaeleo*. Ever since subsequent authors were of the same opinion, cf. Werner (1911) and Mertens (1966). In 1986 Klaver & Böhme put forward a revised phylogeny of chameleons and changed the classification accordingly. The species of the *C. cristatus* group were classified in the subgenus *Trioceros* Swainson, 1839 together with a number of chameleon species of West, Central and East Africa, viz. *C. oweni*, *C. chapini*, *C. johnstoni*, *C. bitaeniatus* c. s., comprising *C. bitaeniatus*, *C. ellioti*, *C. hoehnelii*, *C. jacksonii*, *C. kinetensis*, *C. rudis*, *C. schoutedeni* and *C. schubotzi*; *C. affinis*, *C. deremensis*, *C. melleri* and *C. goetzei* c. s., comprising *C. goetzei*, *C. fuelleborni*, *C. incornutus*, *C. laterispinis*, *C. tempeli* and *C. werneri*.

Subgenus *Trioceros* Swainson

Trioceros Swainson, 1839, Nat. Hist. Fishes, Amph. Rept. 2: 347, 369. — Species typica (by monotypy): *Trioceros grayii* Swainson, 1839 (= *Chamaeleo oweni* Gray, 1831).

Triceras Fitzinger, 1843 (non *Triceras* Lobarzewski 1840 = Spongia), Syst. Rept.: 15, 42. — Species typica (by original designation): *Chamaeleo owenii* Gray, 1831.

Pterosaurus Gray, 1865 (non *Pterosaurus* Fitzinger 1843 = Reptilia, Agamidae), Proc. zool. Soc. London 1864 : 467, 473. — Species typica (by monotypy): *Chamaeleo cristatus* Gray (= Stutchbury 1837).

Pterosaura Gray, 1865 (ex errore), Proc. zool. Soc. London 1864: 467.

Ensirostris Gray, 1865, Proc. zool. Soc. London 1864: 467, 468, 478; plate 32, fig. 1. — Species typica (by monotypy): *Ensirostris melleri* Gray, 1865.

Erizia partim Gray, 1865, Proc. zool. Soc. London 1864: 471. — Species typica (by subsequent designation, cf. Loveridge 1957: 197): *Chamaeleo senegalensis* Daudin, 1802. (Next to the type species Gray included six other species in *Eriza*, including *Chamaeleo affinis*).

Diagnosis: Annulated horns (unique for the subgenus, but not shared by all member species), heterogenous scalation (not unique, but also found in, for instance, the genus *Furcifer*), hemipenis apex ornamentation with four rotulae, (mostly) accompanied by papillae, the latter either single, scattered or concentrated in rows or papillary fields (not unique, similar ornamentation is found in the genus *Calumma*), the only autapomorph character shared by all member species of this subgenus is (unfortunately) an anatomical character: large septa (1, 2 or 3) connected with the medial, lateral and ventral wall of the lung (Klaver & Böhme 1986).

Distribution: Tropical Africa; Ghana, Togo, Nigeria, Cameroon, Equatorial Guinea (incl. Fernando Poo), Gabon, Central African Republic, Congo, Zaire, Angola (i. e. Cabinda), Uganda, Rwanda, Burundi, Sudan, Ethiopia, Somalia, Kenya, Tanzania and Malawi.

Key to the species

The species of the *C. cristatus* group recognised in this paper can be identified with the help of the following key:

1. a. Gular crest consisting of scaly flattened lobes .... ♂ & ♀ *C. eisentrauti*
b. No gular lobes 2

2. a. Canthi rostrales meet above the tip of the snout to form a prominent ridge and a groove above the upper lip, gular crest present .... ♂ & ♀ *C. wiedersheimi*
b. No such ridge and groove, gular crest absent or present 3

3. a. Dorsal and caudal keel present 4
b. Dorsal and caudal keel absent or indistinct 8

4. a. Dorsal and caudal keel not separated .... ♂ & ♀ *C. cristatus*
b. Dorsal and caudal keel separated 5

5. a. Horns on the snout 6

b. No horns on the snout .... ♂ *C. feae*

6. a. Four, sometimes two or six horns, on the snout, gular and ventral crest present ♂ *C. quadricornis*

b. Two horns on the snout, ventral crest absent 7

7. a. Two horns on saddle-shaped snout protuberance, gular crest present ♂ *C. pfefferi*

b. Two horns on snout, gular crest merely indicated .... ♂ *C. montium*

8. a. Ventral crest present .... ♀ *C. quadricornis*

b. No ventral crest 9

9. a. Gular crest present .... ♀ *C. feae*

b. Gular crest absent or merely indicated 10

10. a. Gular crest indicated, prominent conical tubercles on the snout, pointed scale behind nostrils .... ♀ *C. montium*

b. Gular crest absent, no prominent conical tubercles on the snout, nor pointed scales behind the nostrils .... ♂ & ♀ *C. camerunensis*

When female specimens of *C. pfefferi* will be discovered this key may be changed as follows:

9. a. Gular crest present 10

b. Gular crest absent or merely indicated 11

10. a. On both sides of the throat just in front of the forelegs on elongate conical tubercle present .... ♀ *C. pfefferi*

b. No such tubercles .... ♀ *C. feae*

11. a. Gular crest indicated, prominent conical tubercles on the snout, pointed scale behind nostrils .... ♀ *C. montium*

b. Gular crest absent, no prominent conical tubercles on the snout, nor pointed scale behind nostrils .... ♂ & ♀ *C. camerunensis*

Historical review

The first record of a species of the *C. cristatus* group was by Stutchbury in 1837 when he described *C. cristatus* from Gaboon. He especially noted the "caudae anterior parte dorsique apophysibus elongatis cristam dorsalem constituentibus", a most striking character unknown in chameleons until then.

Martin (1838) reported on a second specimen of *C. cristatus* originating from Fernando Poo and discussed the morphological differences between this specimen and the type. He suggested the possibiblity these differences to be due to "permanent varieties", but thought the explanation due to age or sex, or both combined more likely. Gray (1845) referred in his Catalogue to the same specimen then present in the collection of the British Museum. Likewise, Duméril (1851) mentioned *C. cristatus* as decribed by Stutchbury, but mistakenly assigned Fernando Poo as type locality. This error was probably caused by Duméril's reliance on Gray, who mentioned the original author, but gave only the locality of the BM specimen.

In what must be the first major systematic paper devoted exclusively to chameleons Gray (1865) rigorously did away with the one-genus concept by creating next to the genus *Chamaeleo* 12 new genera (11 of them monotypic) and 6 new subgenera (Gray's axiom "species throw themselves into groups agreeing in natural characters" indeed reminds us of the systematic, i. e. numerical wonderland of much later date, but how that could result in so many monotypic genera defies our imagination). Although this proceeding did not particularly contribute to our knowledge of the systematics of chameleons, it contributed vastly to a nomenclatural confusion that prevailed for more than a century. Especially the frequent use of the generic names *Lophosaura* and *Microsaura* (both junior synonyms of *Bradypodion* Fitzinger, 1843) was hard to come by. In any case Gray assigned *C. cristatus* to a genus of its own, viz. *Pterosaurus.*

Smith (1865) and Bocage (1872) reported briefly on specimens of *C. cristatus* from Old Calabar and Fernando Poo respectively.

Buchholz (1874a, b) reported *C. cristatus* from Cameroon and gave a comprehensive description of the various colourphases of life specimens. He also critisized Gray's splitting that he thought was due to an over-valuation of species-distinguishing characters. He emphasized his point of view by describing the second species of the *C. cristatus* group, viz. *C. montium* from Mt Cameroon, that possesses characters of Gray's genera *Pterosaurus* (dorsal and caudal keels) and *Triceras* (♂ with annulated horns). Günther (1874) also reported on *C. cristatus* and *C. montium* from Cameroon and supplied an excellent illustration of the three BM specimens of *C. montium.*

Reichenow (1874) recorded *C. cristatus* from Gaboon and Cameroon, whereas Peters (1876) recorded *C. cristatus* and *C. montium* from Cameroon (that forms part of what he indicated as 'Oberguinea'!). In his catalogue of the Basel museum Müller (1883) indicated *C. cristatus* to be present in that collection as well.

Boulenger (1887) in his famous catalogue referred to *C. cristatus* and *C. montium.* In this most influentual work he did not adopt the elaborate classification of his predecessor Gray, but classified all ordinary chameleons in the genus *Chamaeleo* and the pigmy chameleons in the genera *Brookesia* and *Rhampholeon.*

Matschie (1892) described in one paper five new chameleon species from the Usambara Mts, Tanzania. He observed on the species *C. deremensis*, *C. fischeri* and *C.* (*Brookesia*) *temporalis* the presence of a dorsal and caudal keel and compared these with the keels in the West African *C. cristatus* and *C. montium.*

Boettger (1889, 1893) briefly mentioned *C. cristatus* from Cameroon collected by Taschenberg of Halle/Saale. We mention this collector explicitely as it took us some time to realise that Taschenberg is not a name of a mountain in a former German colony in Africa comparable to, for instance, the Johann-Albrechtshöhe.

Mocquard (1896) summarized the available information on the general distribution of *C. cristatus.* This species does not seem to occur south of the river Congo.

Sjöstedt (1897) and Werner (1897, 1898, 1899) reported *C. cristatus* and *C. montium* from Cameroon, the first author mentioned also furnished information about the colours of live specimens and the biotope of *C. cristatus.*

In 1899 Tornier described the third species of the *C. cristatus* group, viz. *C. quadricornis* from Cameroon and noted its similarities in external morphology with the related *C. montium*, e. g. dorsal and caudal keels and annulated horns in ♂ specimens.

Boulenger (1900) indicated the distribution of *C. cristatus* as "Calabar to Gaboon" and in the same year Tornier described another new species, viz. *C. pfefferi* from the Nkosso-Gebirge (Mt Kupe), Cameroon. This species, too, is characterized by dorsal and caudal keels and annulated horns in the ♂ specimen.

Tornier (1901, 1902) mentioned the four species of the *C. cristatus* group and gave information on their distribution. In his study on the skeleton of *Rhampholeon spec-*

trum Werner (1902a) included *C. cristatus* a. o. for comparison. Unfortunately the osteological observations on *Chamaeleo* species are presented in general terms, so it can only be inferred what applies to *C. cristatus*.

Werner (1902b) also published his "Prodromus", a foremost and still very valuable comprehensive study of chameleons. Important is that he did not restrict himself to give excellent descriptions of all chameleons known at the time, but tried to analyse characters, species and distributional data and to arrange chameleon species into natural groups on account of the amount of natural relationship as inferred from their similarities in external characteristics. *C. cristatus*, *C. montium*, *C. pfefferi*, *C. quadricornis* and *C. temporalis* were grouped together and were via *C. deremensis* related to a group consisting of *C. owenii*, *C. johnstoni*, *C. werneri* and *C. melleri*.

Bocage (1903) referred to *C. cristatus* occuring on Fernando Poo and Monk (1903) erroneously attributed an East African distribution to *C. pfefferi* and *C. quadricornis*.

Boulenger (1905) recorded *C. cristatus* from Spanish Guinea and in 1906 from Fernando Poo. In 1906 he also recorded *C. montium* from Cameroon and, more importantly, described a new species from the higher altitudes of Fernando Poo, viz. *C. feae*. Male specimens have dorsal and caudal keels, but do not possess annulated horns as are found in the supposedly related *C. montium* from the mainland.

Case (1909) studied the vertebral column of *C. cristatus* in detail and noted the similarity of the elongated neural spines of this species with those of the Permian Pelycosaurs. The only explanation for the elongated spines he could think of was high specialisation and decadence.

Müller (1909) described *C. camerunensis* from Cameroon, a species that appears to be related to *C. owenii*, but that lacks both dorsal and caudal keels and horns in ♂ specimens. In 1910 he repeated his description, but changed the obvious misnomer *C. owenii* for *C. montium*. He added that the closest relative is probably *C. feae* from which it differs even less than from *C. montium*. He also gave some new locality records for *C. cristatus*.

Nieden (1910a) described another new species from Cameroon, viz. *C. wiedersheimi*, but did not discuss its possible affinities. Nieden (1910b) listed six of the seven species of the *C. cristatus* group to occur in Cameroon (*C. feae* was excluded as it occurs only on Fernando Poo).

Lampe (1911) published new information on locality records of *C. camerunensis*, *C. cristatus* and *C. montium* present in the collection of the museum in Wiesbaden. In the same year Werner (1911a) published a study on the peculiar lungs of chameleons, including those of *C. cristatus* and *C. montium*. Generally, he restricted himself to the external form of the lungs, in particular the presence or absence of diverticula, but in the case of *C. montium* he erroneously denied the existence of septa that divide the lumen of the lungs. He, thus, narrowly missed to hit on a character set that proved much later to be a valuable tool in chameleon systematics.

Werner (1911b) published his second major study on chameleons, the first of the famous "Tierreich Liste" of this group. In it all known species of the *C. cristatus* group were described and their general distribution indicated.

In 1913 Germerhausen published a comprehensive paper on another peculiar anatomical feature of chameleons, viz. the inflatable gular pouch that is connected with the trachea. *C. cristatus*, *C. montium*, *C. quadricornis* and *C. wiedersheimi* do not possess this structure.

In 1917 Sternfeld published on new specimens and new locations of *C. cristatus* and described the coloration of live specimens. He also stated that to him *C. camerunensis* and *C. feae* seem more closely related to *C. cristatus* than to *C. montium* and are perhaps to be regarded subspecies of *C. cristatus*.

Schmidt (1919) discussed the similarities between *C. camerunensis* and *C. ituriensis* from the Congo, but did not draw any conclusions as to their relationship for want of material for comparison.

Another new species from Cameroon was described by Mertens (1922), viz. *C. serratus*, a species related to *C. wiedersheimi*. Barbour & Loveridge (1929) referred to a cotype of *C. wiedersheimi* present in the Museum of comparative Zoology, whereas Loveridge (1936, 1937) referred to specimens of *C. cristatus* present in the collections of the Field Museum of Natural History and the Academy of Natural Sciences in Philadelphia, respectively.

In his short article on the chameleons of Nigeria Pasqual (1937) referred to *C. camerunensis*, *C. cristatus*, *C. montium*, *C. quadricornis*, *C. pfefferi* and *C. wiedersheimi*. *C. cristatus* does indeed occur in Nigeria, but the other species are either confined to the present Cameroon (*camerunensis*, *montium* and *pfefferi*) or were only much later discovered to occur in Nigeria (*quadricornis* and *wiedersheimi*). However, Pasqual's records are correct if one realizes that after the First World War the German colonies were assigned to either England or France. Eastern Cameroon was assigned to the French and western Cameroon, including all localities of the species mentioned, became British mandate territory that was administered from Lagos, Nigeria.

In 1938 Mertens published a study on the fauna of Mt Cameroon in which he included much new information on variation, colour change, distribution and biotope of *C. cristatus* and *C. montium*. He also described a new subspecies, viz. *C. montium grafi* from the north-west slope of Mt Cameroon, that is distinguished from the nominal form by an aberrant horn configuration.

In 1940 Angel referred to new material of *C. montium* and *C. wiedersheimi* from Cameroon present in the collection of the museum in Paris.

Mertens (1940) demonstrated that *C. serratus* is to be considered synonymous to *C. wiedersheimi* and in 1941 he recorded new material of *C. cristatus* from Fernando Poo.

In 1951 Monard published about new material and localities of *C. cristatus* and *C. montium* from Cameroon. Remarkable is the first record of *C. montium*, until then only known from Mt Cameroon and surroudings, from the Manengouba Mts. In 1952 Aellen made a brief observation on the coloration of *C. cristatus*.

Romer (1953a, b) discussed briefly *C. cristatus* from Nigeria and Mertens (1955) compared the "horn" variation of *C. tavetensis* with that of *C. montium*.

Perret (1957) devoted a paper to what he thought to be the first description of female specimens of *C. quadricornis*, originating from the Manengouba Mts. However, it is clear from the illustrations that the two putative *C. quadricornis* females are in fact a male and a female of *C. wiedersheimi*, an observation that was acknowledged by Perret (1959). He completed his 1957 paper with a key to the chameleons of Cameroon. Perret & Mertens (1957) furnished new locality records for *C. cristatus* and *C. montium.*

Matthey (1957) and Matthey & Brink (1960) described the karyotypes of *C. cristatus, C. quadricornis* and *C. wiedersheimi.* Their karyotype is the same (2n = 36) and consists of 12 meta- or submetacentric macrochromosomes and 24 microchromosomes.

In his well-known "Terrarienkunde" Klingelhöffer (1957) gave some general information on colours and behaviour of *C. cristatus* and *C. montium.* In 1958 Discher published the results of his experiments to measure the pulling power of the tongue of *C. montium.*

In 1959 Hillenius published his study on the differentiation within the genus *Chamaeleo.* Unfortunately, the species of the *C. cristatus* group and also several East-African species, e.g. *C. fischeri* c. s., were given far less attention than the remaining Malagasy and African chameleons. He only gave a brief description of *C. cristatus, C. montium* and *C. wiedersheimi,* but no description of *C. camerunensis, C. feae, C. pfefferi* and *C. quadricornis,* although he mentioned them. Also in 1959 Mertens reported about a live specimen of *C. quadricornis* and discussed its colour phases, its behaviour and the use of its horns.

In 1961 Capocaccia referred in the type list of the museum in Genova to the four syntypes of *C. feae* and in the same year Oeser reported on the life-span of *C. montium.*

In 1963 Eisentraut published his first major study on the vertebrate fauna of Mt Cameroon in which he discussed the distributional history of this fauna in view of climatological and ecological changes caused by the pluvial periods during the Pleistocene. He included in his discussion the disjunct distribution of related montane forms from East and West Africa, that are supposed to have been in contact with one another during the pluvial climatic conditions. *C. cristatus* and *C. montium* were mentioned from lowland and submontane regions respectively.

Hillenius (1963) discussed the results of the karyological studies of Matthey & Brink in view of his taxonomic studies. The karyological data of the *C. cristatus* group are in accordance with his findings.

In his study of the reptiles of Fernando Poo Mertens (1964) discussed *C. cristatus* and *C. feae.* The latter species as well as *C. camerunensis* were considered subspecific forms of *C. montium* on account of morphological and zoogeographical considerations.

Oates (1965) referred to the beautiful green *C. feae* from Fernando Poo and in the same year Rasheed discovered *C. cristatus* to be host to various species of parasitic nematodes.

Dunger (1966, 1967) reported on the chameleons of Nigeria, descriptions, new locality records of *C. cristatus* and *C. wiedersheimi* (first record from Nigeria) and a key were given.

Mertens (1966) published the second Tierreich list of the Chamaeleonidae in which, as compared with Werner (1911 b), 32 new taxa were included. The main difference with Werner's list, as far as species of the *C. cristatus* group are concerned, is the subspecific status of *C. camerunensis* and *C. feae.*

De Witte (1967) recorded *C. cristatus* for the first time from the Republic of Congo and Knoepffler (1967) in his key to the chameleons of Gaboon referred to *C. cristatus* as well.

In his type list of the Senckenberg Museum Mertens (1967) mentioned the types of *C. montium grafi*. In 1968 Mertens described a new species of the *C. cristatus* group, viz. *C. eisentrauti* from the Rumpi Mts, Cameroon. This species is clearly related to *C. quadricornis*, but is characterized by a gular crest, consisting of scaly compressed lobes, in both sexes. This remarkable character was until then only known from the unrelated *Bradypodion pumilum* c. s. of South Africa. New locality records of *C. montium* and *C. wiedersheimi* were given as well and female specimens of *C. quadricornis* were described for the first time.

Mertens (1970) in his paper on the life span of amphibians and reptiles referred to Oeser's record on the life span of *C. montium*. Klee (1971) supplied a photo of *C. cristatus* in threat posture and described the accompanying colour phases.

Eisentraut (1973) published his second major study on the vertebrate fauna of Fernando Poo and West Cameroon. In it he expanded on his study of 1963 both in geographical scope and number of species. His hypotheses formulated on the basis of the fauna of Mt Cameroon were shown to be valid under these circumstances as well. *C. cristatus*, *C. eisentrauti* and especially the related *C. feae* and *C. montium* were discussed.

In 1973 Klaver re-investigated the lung morphology of chameleons and discovered far more variation in diverticula and especially septation, than was known from previous studies. More importantly, the septation in particular proved to be a useful taxonomic character set in establishing species relationships. Therefore, this study was continued until the lung morphology of almost the entire group was known (Klaver, 1977, 1979, 1981). In 1973 the lungs of *C. cristatus* were described, in 1977 those of *C. montium* and *C. wiedersheimi* and in 1981 those of *C. camerunensis*, *C. eisentrauti*, *C. feae*, *C. pfefferi* and *C. quadricornis*. With the help of lung morphology the general type locality of this last species could be restricted to the Manengouba Mts. On the basis of the lung morphological data of the majority of chameleon species Klaver (1981) was able to devise the first phylogeny of the Chamaeleonidae.

Böhme (1974) referred in his type list of the Bonn Museum to the type specimens of *C. eisentrauti* and in the same year Knoepffler published several new localities of *C. cristatus* from Gabon.

Böhme (1975a) published his faunistic study on the herpetology of Cameroon, that was based on material he collected during his expedition of 1973—74. Material of *C. cristatus*, *C. montium*, *C. quadricornis* and *C. wiedersheimi* was collected, partly from new localities, e. g. *C. quadricornis* from Mt Lefo and Mt Oku. Böhme (1975b) gave the first record of *C. quadricornis* from Nigeria (Obudu plateau) and the first record of *C. wiedersheimi* from the Obudu plateau, both records based on material from the museum in Copenhagen. He further recorded for a *C. quadricornis* specimen, from the museum in Genova, the new locality Bamboutos Mts, Cameroon. Fischthal (1976) reported *C. cristatus* from Cameroon as host for two species of digenetic trematodes and noted that a related species of trematode was originally described from the intestines of four chameleons from Madagascar.

Hillenius (1978) described the first fossil chameleon, viz. *C. intermedius* and noted the similarity in dorsal squamation between this species and *C. wiedersheimi*.

Durette-Desset & Vaucher (1979) described a new species of nematode originating from the intestines of *C. wiedersheimi* from Cameroon.

Meier (1979) published four photos of fighting males of *C. montium*, clearly showing how they use their horns in a push-contest. The colour-photos also give a good impression of the coloration in this species as does another photo for *C. cristatus*.

Böhme & Klaver (1981) published a preliminary article on one species of the *C. cristatus* group, viz. *C. quadricornis*. They studied all material of this species present in museum collections and were able to confirm their assumptions that two different forms exist. They described a new subspecies as *C. quadricornis gracilior*. In the same paper they attempted to give a historical interpretation of the disjunct distribution of this species and of the (sub-)specific developments that took place in *C. eisentrauti*, *C. quadricornis* and *C. montium*.

Böhme (1982) mentioned the paper of Böhme & Klaver (1981) in the discussion of his new subspecies *C. laterispinis brookesiaeformis* (for subsequent synonymy, see Böhme 1987).

Eisentraut (1982) gave a historical review of his seven expeditions in West Africa and mentioned *C. cristatus*, *C. eisentrauti*, *C. montium*, *C. quadricornis* and *C. wiedersheimi*.

In his faunistic study of Cameroon Joger (1982) referred to specimens of *C. cristatus*, *C. montium* and *C. wiedersheimi* he collected during his travels in Africa.

In the new type list of the herpetological collection Böhme & Bischoff (1984) referred to the types of *C. camerunensis*, *C. eisentrauti* and *C. q. gracilior* present in the museum in Bonn.

Gartshore (1986) reported on the herpetofauna of the Cameroon highlands and supplied distributional and ecological data of *C. eisentrauti*, *C. montium*, *C. q. quadricornis*, *C. q. gracilior* and *C. wiedersheimi*. *C. pfefferi* was not included although it has a submontane distribution and is sympatric with both *C. montium* and *C. quadricornis* on Mt Kupe.

Klaver & Böhme (1986) published a comprehensive study of chameleon hemipenes in which they analyzed the data of this character set together with external morphological, osteological, karyological and lung morphological data. They were able to reconcile these various data and to formulate a new phylogeny and classification of chameleons. The species of the *C. cristatus* group were assigned to the subgenus *Trioceros* within the genus *Chamaeleo* together with distantly related (and partly montane) species of Central and East Africa.

Rieppel (1987) included *C. monticum* (ex errore for *C. montium*) in his study of the phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae and listed a number of characteristics of its cranial osteology.

In their faunistical survey of Cameroon Böhme & Schneider (1987) reported *C. montium* from the Buea falls, Mt Cameroon and *C. wiedersheimi* from Akum near Bamenda.

In a study of saurian hemipenis morphology Böhme (1988) described the seasonal variation of the differentiation of the hemipenis ornaments in *C. montium*. He also referred to *C. eisentrauti* in relation to the flattened gular lobe of *Calumma tigris*.

In 1989 Böhme & Nikolaus reported *C. wiedersheimi* to occur in the Gotel Mts, Nigeria.

The species of the *Chamaeleo cristatus* group

Chamaeleo (Trioceros) camerunensis Müller

Original description: Müller, 1909. Jb. nassau. Ver. Naturk. Wiesbaden 62: 111.

Type specimens: Müller (1909) based his description of *C. camerunensis* on eight specimens, viz. two of the ZSM-collection and six of the collection of the "Naturhistorisches Museum zu Wiesbaden". However, he expressly excluded the Wiesbaden specimens from the type series ("beide Typen des Münchener Museum (Koll. R. Rohdd (sic))", so the syntype series consists of the two specimens of the Munich museum (cf. art. 72 (b) VI of the ICZN). In 1910 Müller referred to "4 Exemplare (♂, ♀) von Dibongo bei Edea (Typen). Koll. Rohde, 1908." This number of type specimens is, of course, incorrect, the more so as only two specimens could be traced with the type locality and collector mentioned. Moreover, the indication of the sexes, viz. "4 Exemplare (♂, ♀)" as compared with the material of the Wiesbaden museum, viz. "5 Exemplare (♂♂, ♀♀ und juv.)" strongly suggest that the number 4 is a misprint for the number 2, the actual number of syntypes. One specimen of the syntype series is still present in the Munich collection (ZSM 425/1909), the other one is in the Bonn collection (ZFMK 19448) that acquired it by exchange. Böhme & Bischoff (1984) referred to the ZFMK syntype and indicated the existence of three other syntypes in the ZSM collection. This faulty record was caused by the erroneous number of syntypes referred to by Müller (1910). As to the remaining specimens from the Wiesbaden museum, their precise number is hard to establish as the records of Müller (1910) and Lampe (1911) seem contradictory. So much is certain that two specimens were transferred to the museum in Munich. One is still present there (ZSM 389/1920), the other was, in turn, exchanged with the museum in Bonn (ZFMK 19449). Two other specimens were transferred to Hamburg (ZMH-RO1236) and Berlin (ZMB 29483), respectively. The remaining specimens in Wiesbaden were destroyed during the Second World War (Dr. R. Mentzell, in litt. 18-IX-1975). We designate here the ZSM specimen as lectotype, because L. Müller worked at the Munich museum and deposited his material there. Consequently the Bonn specimen becomes a paralectotype.

Lectotype (by present designation): ZSM 425/1909, ♀, HBL: 65 mm, TL: 72 mm. Paralectotype: ZFMK 19448, ♂, HBL: 67 mm, TL: 65 mm.

Terra typica: Dibongo bei Edea, Cameroon; leg. Rohde, 1908. Paralectotype from the same locality, collector and date.

Derivatio nominis: Named after the geographical area where the type specimens were captured, Cameroon.

Subsequent studies: Müller (1910: 592, fig. 5); Nieden (1910b: 29); Lampe (1911: 182); Werner (1911b: 7, 36); Sternfeld (1917: 456); Schmidt (1919: 570, 591, 600); Pasqual (1937: 34); Monard (1951: 126); Perret (1957: 87); Hillenius (1959: 74, 76; 1963: 207); Mertens (1964: 219; 1966: 20); Eisentraut (1973: 377, fig. 18); Klaver (1977: 193; 1981: 38; figs. 5, 6); Böhme & Klaver (1981: 326); Böhme & Bischoff (1984: 186); Klaver & Böhme (1986: 23).

Specimens examined: Cameroon: ZSM 425/1909, Dibongo near Edea, ♀, 65/72, lectotype. ZSM 484/1909, Bibundi, ♂, 85/102. ZSM 488/1916, Cameroon, ♂, 90/102. ZSM 389/1920, Bibundi, ♀, 75/77. ZFMK 19448, Dibonge near Edea, juv. ♂, 67/65, paralectotype, ZFMK 19449, Bibundi, ♂, 88/100. MCZ 15001, Sakbayeme, juv. ♂, 61/72. MCZ 46745, Metet, juv., 31/45. ZMB 29483, Bibundi, ♂, 75/86. SMF 16459, Bibundi, ♀, 85/79. ZMH-RO1236, Cameroon, ♂, 85/91.

Description: Head: Casque flat and only slightly raised posteriorly, pointed at the end; lateral crest weakly developed anteriorly of the point where the temporal crest meets, from this point to the extremity of the casque it is well developed and consists of triangular tubercles; triangle between anterior part of the lateral crest and the temporal crest covered with somewhat larger rotund convex scales; scales on top of the head and in the temporal region slightly enlarged and polygonal; gular scales somewhat larger than the scales on the body; no parietal crest, horns and gular crest.

Body: Body covered with small flat scales intermixed with numerous somewhat enlarged rotund flat scales, that sometimes form longitudinal rows on the upper part of the flanks; no dorsal and caudal keel, but dorsum and anterior part of the tail slightly crenulate in ♂, at the higher points of the dorsum (neural spines) a somewhat enlarged flat scale; the outer margin of the dorsum with a double row of scales; no ventral crest.

Dimensions: TL generally larger than HBL in both sexes; maximal dimensions: ♂, HBL/TL 90/106 (ZSM 488/1916); ♀, HBL/TL 85/96 (SMF 16459).

Coloration: No descriptive data as to coloration is known from literature or from unpublished field notes.

Illustrations: No illustrations are known from literature and no colour-photo of live specimens is available.

Hemipenis: Truncus with small shallow calyces; four denticulated rotulae on the apex; near the base of each sulcal rotula a papillary field with up to 10 fleshy papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: Klaver (1981) described the lung morphology of *C. camerunensis*. A smooth muscle netword covers the entire luminal surface of the lung. Four or five diverticula may be present. Two large septa of unequal size are connected with the lateral, medial and ventral wall of the lung. They subdivide the lumen in three successive chambers. The two posterior chambers terminate in a diverticulum, the remaining 2—3 diverticula are always attached to the most posterior chamber. A diaphragm and three small dorsal septa are present. A gular pouch is absent.

Status: Mertens (1964, 1966) considered *C. camerunensis* a subspecies of *C. montium*. We think his argumentation to that end is not valid and treat *C. camerunensis* as a valid species. For a detailed discussion see *C. montium* under subspecies.

Distribution: Apart from the type locality (Dibongo near Edea) *C. camerunensis* has been recorded from the following localities in Cameroon (Fig. 1): Isongo, Dehane (Lampe 1911), Metet (MCZ 15001), Sakbayeme (MCZ 46745), Bibundi (ZFMK 19449 a. o.). General records: "plains south of Mt. Cameroon" (Mertens 1966), "Kameruner Niederungsgebiet" (Eisentraut 1973).

Biotope: *C. camerunensis* is distributed in the dense lowland forest areas near sea-level in the coastal plains of Cameroon.

Chamaeleo (Trioceros) cristatus Stutchbury

Original description: Stutchbury, 1837. Trans. Linn. Soc. London, 17: 361, fig. 10.

Type specimens: Stutchbury based his description of *C. cristatus* on a single male specimen that was deposited in the museum of the Bristol Institution, Bristol, Great Britain. The Bristol Institution was the forerunner of the present City of Bristol Museum and Art Gallery. The curator of natural history there, Mrs. A. Hollowell, informed us that the specimen was registered under number "A 715 *Chamaeleo cristatus*, River Gaboon, OC 162" (Hollowell, in litt. 10-X-1979). OC 162 refers to an old catalogue (undated), that contains no additional information. The specimen itself could not be found, it was probably destroyed together with other material when the museum was hit by bombs during the Second World War. As *C. cristatus* is easy to identify and not to be confused with other species, the designation of a neotype is not warranted (cf. art. 75 ICZN).

Terra typica: Gaboon, collector unknown; the type specimen of *C. cristatus* was donated to the Bristol Intitution by Messrs. King and Sons, a shipping firm in Bristol.

Derivatio nominis: The name derives from the prominent keel on the back and the anterior part of tail that is supported by elongated neural spines of the vertebrae.

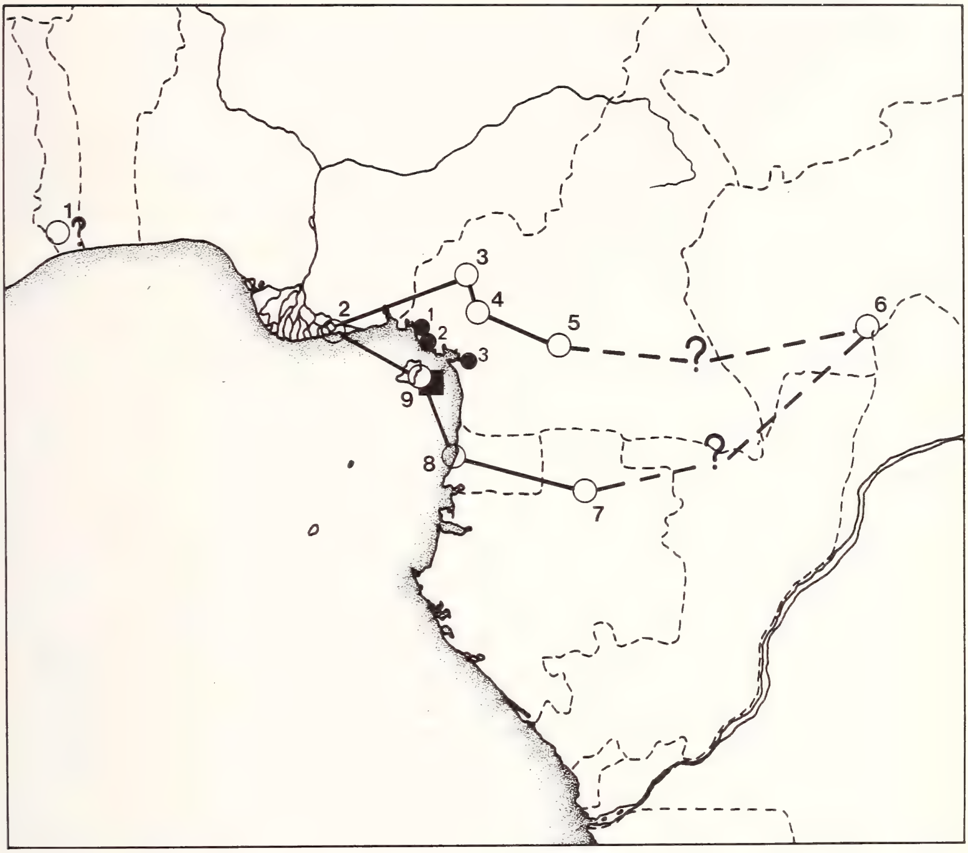


Fig. 1: Distribution of *C. camerunensis* (●) and *C. cristatus* (○) in West/Central Africa, plus distribution area of *C. feae* (■). *C. camerunensis*: 1 — Bibundi, 2 — Isongo, 3 — Dibongo and Sakbayeme (Metet and Dehane could not be traced). *C. cristatus* (only marginal points delimiting the approximate distribution area): 1 — "Togo", 2 — Port Harcourt, 3 — Atolo, 4 — Nyasoso, 5 — Obala, 6 — near Bangui, 7 — Makokou, 8 — Rio Benito, 9 — Fernando Po (= Bioko) (the latter island being the home of *C. feae*). See text for locality references. A record of *C. cristatus* from Quittah, Ghana has not been plotted in the figure. This and locality 1 (Togo) are the only ones west of the Dahomey gap, and therefore questionable.

Synonymy: *Pterosaurus cristata* Gray, 1864 (non *Pterosaurus* Fitzinger 1843 = Reptilia, Agamidae), Proc. zool. Soc. London, 1864: 473.

Subsequent studies: Martin (1838: 63); Gray (1845: 264); Duméril (1852: 262); Gray (1864: 473); Smith (1865: 228); Bocage (1872: 73); Buchholz (1874a: 83, 1874b: 298); Günther (1874: 442); Reichenow (1874: 297); Peters (1876: 196, 211); Müller (1885: 173); Boulenger (1887: 471); Boettger (1889: 277); Matschie (1892: 102, 103, 104, 108); Boettger (1893: 122); Mocquard (1896: 5); Sjöstedt (1897: 21); Werner (1898: 205, 1899: 132); Boulenger (1900: 451); Werner (1902a: 243, 1902b: 394); Tornier (1902: 677); Bocage (1903: 42); Boulenger (1905: 185, 1906: 207); Case (1909: 979, fig.); Müller (1910: 594); Nieden (1910b: 28); Lampe (1911: 181); Werner (1911a: 395, 1911b: 7, 33, fig. 10); Germerhausen (1913: 520, figs 66, 66a); Sternfeld (1917:

455); Schmidt (1919: 600); Loveridge (1936: 78); Loveridge (1937: 268, 289); Pasqual (1937: 34); Mertens (1938: 38, 1941: 278); Monard (1951: 143); Aellen (1952: 57); Romer (1953 a: 74, 1953 b: 122); Perret (1957: 88); Matthey (1957: 715); Perret & Mertens (1957: 581); Klingelhöffer (1957: 230); Hillenius (1959: 70, fig. 16); Matthey & Brink (1960: 340); Eisentraut (1963: 265); Hillenius (1963: 207); Mertens (1964: 218); Rasheed (1965: 72, 78); Mertens (1966: 11); Dunger (1967: 64, fig.); De Witte (1967: 378); Knoepffler (1967: 247); Mertens (1968: 72); Klee (1971: 493, fig.); Klaver (1973: 160, figs 16, 17); Eisentraut (1973: 299); Knoepffler (1974: 120, fig. 8); Böhme (1975 a: 32, 1975 b: 127); Fischtahl (1976: 640); Klaver (1977: 186, 1979: 165); Meier (1979: 32—48; figs); Klaver (1981: 43, 52); Eisentraut (1982: 68, plate); Joger (1982: 327); Klaver & Böhme (1986: 22).

Specimens examined: Cameroon: AMNH 15294, Metet, ♀, 144/113. AMNH 28673, Efulen, ♀, 150/104. AMNH 45950—61, Dja-Posten: ♀, 142/106; ♀, 145/107; ♀, 114/87; ♀, 128/91; ♂, 131/91; ♀, 131/97; ♀, 120/92; ♀, 115/90; ♂, 106/81; ♂, 105/85; ♂, 113/87; ♂, 100/81. AMNH 47454—59, Metet: ♀, 160/125; ♂, 133/108; ♂, 118/93; ♀, 120/97; ♀, 121/98; ♀, 77/59. AMNH 50691—719, Efulen: ♀, 138/104; ♀, 140/102; ♀, damaged; ♂, 122/91; ♀, 129/102; ♀, 126/93; ♂, 127/103; ♂, 132/108; ♀, 135/113; ♂, 110/92; ♀, 137/93; ♂, 111/87; ♂, 118/96; ♂, 111/85; ♂, 124/97; ♀, 134/102; ♀, 129/95; ♂, 121/94; ♀, 114/91; ♂, 121/99; ♂, 109/83; ♂, 111/86; ♀, 107/88; ♂, 101/87; ♂, 101/89; ♂, 84/62; ♂, 89/71; ♀, 94/71; ♀, 75/64. ANSP 20655, 30 km E. of Kribi, ♂, 110/90. BM 74.6.8.10-11, Cameroon: ♂, 120/90, ♀, 115/82. BM 76.3.8.4-5, Cameroon: ♂, 134/105, juv., 84/47. BM 94.8.4.2-3, mouth of Loango: ♂, 134/95; ♀, damaged. BM 1933.3.8.4, Beri, Batouri dist., ♀, 96/78. BM 1906.5.28.5, Efulen, ♂, 118/101. BM 1938.6.10.23, Yabassi, ♀, 104/87. BM 1949.1.3.54, Mamfe, ♀, 116/92. BM 1948.1.8.35, Mamfe, ♀, 119/95. BM 1968.444, Isongo, ♂, 120/87. BM 1937.12.1.64-65, Lomie distr.: ♂, 106/85; ♀, 148/112. BM 1968.69, Idenau, ♀, 94/72. BM 1973.3352, Mamfe div., juv., 63/52. BM 1973.3353, Atolo, ♂, 107/92. BM 1973.3370, Bakebe, Mamfe div., ♀, 112/95. BM 1965.1657, Idenau, ♀, 105/89. BM 1969.1658-59, Bisoro, Ndian div.: ♂, 116/79; ♀, damaged. BM 1973.3362-69, Mamfe: ♂, 87/69; ♀, 112/80; juv., 84/66; ♀, 102/72; ♂, 106/78; ♀, 129/97; ♀, 108/81; juv., 89/72; ♀, 125/88. BM 1973.3354-60, Bashor, Mamfe div.: ♂, 116/86; ♂, 123/93; ♀, 111/83; ♂, 115/98; ♀, 110/95; ♂, 112/96; ♂, 108/89. CAS 38856-57, Kribi: ♂ 130/109; ♀, 140/105. CAS 103169-70, Lolodorf: ♂, 126/93: ♂, 82/71. CAS 104579-80, E. of Tekmo: ♀, 123/93; ♀, 112/87. CM 5310, Nko'olong, ♀, 118/90. CM 7010, 7013, 7017-19, 7022-24, 7029-31, 7037-38, 7041-42, 7045-46, 7048, 7050-52, 7059-61, 7063-64, 7068, 8030, 8035, 8040-42, 8049-50, 8056, 8064, 8067, 8077-78, 8082, Sangmelima: ♀, 117/85; ♀, 121/84; ♀, 140/112; ♀, 132/99; ♀, 111/82; ♀, 130/104; ♀, 129/97; ♀, 140/116; ♀, 135/100; ♂, 114/84; ♀, 122/89; ♂, 128/96; ♀, 123/97; ♀, 124/100; ♂, 108/77; ♀, 124/92; ♀, 130/104; ♂, 118/96; ♂, 113/88; ♀, 114/97; ♀, 118/85; ♀, 127/95; ♂, 127/95; ♂, 126/89; ♀, 146/102; ♀, 141/94; ♀, 142/102; ♂, 122/95; ♀, 130/97; ♂, 124/93; ♀, 145/101; ♀, 114/88; ♀, 144/111; ♂, 112/86; ♂, 95/74; ♀, 127/89; ♀, 141/115; ♀, 104/74; ♂, 131/101; ♀, 140/118. CM 9377, 15151, 15156, 15160, Lolodorf: ♀, 138/97; ♀, 146/110; ♀, 132/102; ♂, 132/96. CM 60722, Eseka, ♂, 110/87. FMNH 17040, Batange, ♀, 129/100. FMNH 19886 (19 specimens), Sangmelima: ♀, 134/95; ♂, 112/81; ♀, 122/87; ♀, 146/113; ♂, 117/100; ♀, 104/84; ♂, 110/79; ♀, 97/84; ♂, 113/82; ♂, 111/91; ♀, 101/73; ♀, 141/101; ♀, 112/94; ♂, 104/77; ♂, 112/83; ♀, 140/109; ♂, 117/94; ♀, 143/101; ♀, 114/92. FMNH 59043, Nyabessan, ♀, 127/97. FMNH 59044, Etulan, ♂, 151/94. FMNH 59045, Ekowon, 70 mi S.E. of Ebolowa, ♂, 112/85. FMNH 59046-49, Ebolowa: ♂, 133/97; ♀, 145/107; ♂, 100/77; ♂, 100/76. MCZ 17557, Sakbayeme, ♂, 102/77. MCZ 46746, Metet, ♀, 149/115. MCZ 14246, Metet, ♀, 141/113. MCZ 14949-53, Sakbayeme, near Edea: ♂, 131/96; ♀, 150/115; ♀, 141/105; ♂, 91/67; ♀, 78/59. MHNG 1011.51, Foulassi, ♂, 98/94. MZM 35618, Efulen, ♂, 126/98. MZM 35620, Efulen, ♂, 105/80. RMNH 19130-31, N'kolbisson, 8 km W. of Yaounde: ♂, 132/93; ♂, 114/90. SMF 16456, Ekuk, ♂, 95/71. SMF 24731, Likomba, ♀, 138/104. SMF 24732, Mossaka, ♀, 130/103. SMF 24733-34, Mubenge: ♀, 130/85; juv., 80/66. SMF 54416, Sangmelima, ♀, 150/115. SMF 52516-18, Ngam, Sangmelima: ♂, 114/90; ♀, 127/104; ♂, 91/73. SMF 52519-20, Foulassi: ♀, 118/89; ♀, 140/112. SMF 52521, Nkumajap, Sangmelima, ♀, 116/100. SMF 52522, Kombé, Sangmelima, ♀, 126/96. SMF 52523-25, Njom, Sangmelima: ♂, 121/102; ♀, 128/103; ♀, 120/94. SMF 52526-27, Mfulaja, Sangmelima: ♂, 90/77; ♀, 102/83. USNM 58886, Cameroon, ♂, 88/68.

USNM 61173-74, Metet Mts: ♀, 146/108; ♀, 89/65. ZFMK 18683-84, Kumba: ♀, 114/88; ♂, 96/75. ZFMK 15300, Obala, 30 km N. of Yaounde, ♀, 150/110. ZFMK 1910, Mt Cameroon, ♀, 82/65. ZFMK 5780, Nyasoso, Mt Kupe, ♀, 105/81. ZFMK 15479, Malende, Mt Cameroon, ♂, 82/67. ZMA 14597, 30 km N. of Benglois, ♀, 93/72. ZMA 14598, Ototomo, ♂, 90/78. ZMA 14600 (2 specimens), Assok: ♀, 117/92; ♂, 95/77. ZMA 10157 (5 specimens), near Foulassi: ♂, 118/88; ♂, 123/84; ♀, 133/94; ♀, 135/101; ♀, 131/92. ZMH-R 01242, Mbio, ♂, 138/100. ZMH-R 01243, Ekuk, ♂, 112/73. ZMH-R 01244, Ekób, ♀, 126/103. ZMH-R 01229, Mt Cameroon, ♂, 125/111. ZMH-R 01230-33, 01238, 01245, Bibundi: juv. 85/67; juv. 74/57; ♂, 97/80; ♀, 106/78; ♀, 113/87; ♂, 119/102. ZMH-R 01246-47, Buea: ♂, 125/103; ♂, 131/97. ZMH-R 01234, Isongo, near Bibundi, ♂, 115/92. ZMH-R 01237, Bipindihof, near Kribi, ♂, 132/109. ZMH-R 01239-41, S. of Kribi: ♂, 121/91; ♀, 120/91; ♀, 133/102. ZSM 87/1972 (3 specimens), Kribi, Palm Beach: ♀, 125/100; ♂, 100/85; ♂, 103/70. ZSM 908/20, Kribi, ♂, 97/80. ZSM 62/1926 (2 specimens), Yaounde: ♂, 128/98; ♀, 121/97. ZSM 64/1926, Yaounde, ♀, 145/117. ZSM 21/1915, near Longji, ♂, 101/83. ZSM 473/1911 (2 specimens), Dibongofarm near Edea: juv., 41/36; juv., 41/35. ZSM 290/1907, Mukonjefarm near Mundame, ♀, 117/80. ZSM 373/1920 (2 specimens), Isongo: ♂, 125/99; ♀, 117/81. ZSM 271/1920 (2 specimens), Isongo: ♂, 114/95; ♀, 129/93.

Nigeria: BM 95.7.18.21, Old Calabar, ♂, 112/82. BM 1908.5.12.2, Oban Hills, ♂, 103/80. BM 63.4.5.1, Old Calabar, ♂, 144/69. BM 1910.1.11.1-2, Oban: ♂, 115/92; ♀, 118/82. BM 1912.1.11.2, Oban, ♂, 124/85. BM 1967.187, Port Harcourt, ♂, 106/63. BM 1973.3351, Balegete, ♂, 102/70. BM 63.12.17.2. & 7, Old Calabar: ♀, 135/98; juv., 95/76. BM 1974.739, Opobo river, ♂, 131/93. BM 1973.3349-50, Nko: ♂, 122/99; ♀, 141/106. MCZ 51690, near Port Harcourt, ♂, 124/96. UZM-R 51.189-196, Osombe, Calabar prov.: ♂, 103/81; ♂, 94/67; ♂, 84/65; ♂, 118/110; ♂, 97/80; juv., 79/66; juv., 55/45; juv., 43/40.

Togo: ZSM 23/1915, Togo, ♀, 133/97.

Ghana: ZMH-R 01227-28, Quittah: ♀, 132/106; ♂, 95/74.

Equatorial Guinea: BM 1965.1430, Erinoyong, ♂, 123/110. BM 43.12.12.11, Fernando Poo, ♂, 105/73. BM 1901.8.1.18-19, Benito river: ♂, 143/118; ♀, 144/122. BM 1904.7.23.22, Fernando Poo, ♀, 125/98. MCSN 28156, Musola, ♀, 118/88. MCZ 4107, Fernando Poo, ♂, 126/102. MHNP 85-574, 85-761, 86-3, San Benito: ♀, 147/118; ♀, 138/118; ♂, 142/107. RMNH 4528, Benito, ♂, 134/115. SMF 16454- 55, Musola: ♂, 137/111; juv., 52/42. SMF 60705, Fernando Poo, ♂, 110/95. SMF 60707, Musola, ♀, 102/77. ZMFK 9383, Fernando Poo, ♂, 90/77.

Gaboon: MHNP 73-1531/33, Makokua: juv., 55/50; ♀, 137/114; ♀, 133/108. ZMA 10263, Gabon, ♀, 150/130; juv., 70/61. ZMA 11137 (3 specimens), Makokou: ♂, 142/120; ♂, 114/90; ♂, 126/104. ZMA 1138, Makokou, ♂, 145/115.

Congo (Brazzaville): MCZ 6721, French Congo, ♀, 148/108.

Central African Republic: MHNP 68-226, La Maboke, ♂, 145/116. MHNP 64-42, 64-48, Bonkoko: ♂, 110/86; ♀, 155/110. MHNP 65.444-45, La Maboke: ♂, 104/87; ♂, 130/11. ZFMK 33637-38, near Bangui: ♂, 98/94; ♂, 92/72.

Description: Head: Casque flat and strongly elevated posteriorly in ♂, less elevated in ♀; tip of the casque pointed, sometimes rounded; no parietal crest but a groove instead; anterior upper part of the casque concave; lateral crest well developed with enlarged triangular tubercles; a straight moderately developed temporal crest joins the lateral crest at a sharp angle thus enclosing a small triangular area behind the eye; two of three rows of bluntly conical tubercles on the lower lip; scales on the head small and of almost equal size; no gular crest and horns.

Body: Body scales small and granular, intermixed with some scattered slightly enlarged round flat tubercles; in both sexes a high membranous fin-shaped dorsal keel that gradually decreases in height towards posterior, where it continues into a caudal keel on the anterior part of the tail; dorsal and caudal keels are most pronounced in ♂, in which the keel sometimes shows a slight dip in height at the level of the sacrum; the outline of the keels can be slightly crenulate; the keels are supported by extremely elongated neural spines of the vertebrae; outer margin of the dorsal keel consists of a double row of scales; a white mid-ventral line is mostly present, sometimes continueing at the anterior part of the tail; no ventral crest, though sometimes indicated.

Dimensions: TL always much smaller than HBL in both sexes; maximal dimensions: ♂, HBL 145 mm, TL 116 mm (MHNP 68-226); ♀, HBL 160 mm, TL 125 mm (AMNH 47454).

Coloration: Body olive green to rusty brown with a reticular pattern on the flanks with whitish spots surrounded by a darker network; midventral line white to yellowish; orbital crests, lateral crests and temporal crests vivid turqoise blue; the dermis of the throatgrooves between the gular scales bright red; the blue and red coloration is constant in both sexes, i. e. it does not change when the coloration of the body changes (Buchholz 1874a; Sternfeld 1917; Eisentraut 1982, a. o.).

Illustrations: Several excellent illustrations of live specimens are known from literature, e. g. ♂ in Dunger (1964); Knoepffler (1974) and Eisentraut (1982). An informative colour photo (Eisentraut 1982) shows a *C. cristatus* ♂ from Fernando Poo exhibiting a vivid coloration during a threat-display. For threat-display of females see Klee (1971), where they show the red colour of the dermis of the throatgrooves. Striking is the sexual dimorphism in coloration, development of dorsal-caudal keels and the casque elevation.

Karyotype: 2n = 36, the genome consists of 12 meta- or submetacentric macrochromosomes and 24 microchromosomes (Matthey 1957).

Hemipenis: Truncus calyculate; apex with four sickle-shaped rotula with minutely serrated margins; the ridges of the calyces extend over the apex and dissolve gradually into fringes and finally in papillae; two papillary fields located next to the sulcal rotula, each field consists of 8—9 papillae, several scattered papillae between the papillary fields present (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: Three large diverticula present, the most anterior one has a small appendage and the middle one is bifid; a large and a small septum divide the lumen of the lung into three chambers, of which the middle one continues in the anterior diverticulum; the posterior chamber terminates also in a diverticulum and also bears the third diverticulum; a diaphragm and six small dorsal septa are present; a smooth muscle netword covers the entire luminal surface of the lung, except for the most posterior part (Klaver, 1973 & 1981), Werner (1911) records four diverticula per lung; a gular pouch is absent (Germerhausen 1913; Klaver 1973).

Parasitology: Rasheed (1965) reported a crested chameleon (?*C. cristatus*) as a new host of two species of parasitic nematodes, viz. *Africana africana* (Gendre, 1909) Travassos, 1920 and *Amplicaecum involutum* (Gedoelst, 1916) York and Maplestone, 1926. Fischtahl (1976) described a new species of trematode from the intestines of *C. cristatus*, viz. *Malagashitrema cameroonense*. The type species of this genus, viz. *M. aphallosum* Capron, Deblock & Brygoo, 1961 was described from Malagasy chameleon hosts, viz *Calumma brevicornis*, *Furcifer lateralis*, *F. oustaleti* and *F. verrucosus*. *Mesocoelium pesteri* Saoud, 1964 was also recorded from the intestines of *C. cristatus*.

Biology: Monard (1951) found the stomach of *C. cristatus* to contain remains of acridids and sphingids. Böhme (1975a) studied the stomach-content of a specimen and found it to consist of remains of carabids and brachypterid grasshoppers. This indication of a diet of mainly terrestrial insects is congruent with the habitat of this species, i. e. living closely to the ground (Sjöstedt 1897). The extremely short tail, as compared with the head-body length, may also be connected with this almost terrestrial life-style.
Knoepffler (1974) recorded ♀ specimens to deposit 16—37 eggs.

Distribution: Apart from the type locality (Gaboon) *C. cristatus* has been recorded from the following localities (Fig. 1): Cameroon: Cameroon Mts (Günther 1874), Yaoundé (Tornier 1902; Nieden 1910; Böhme 1975a), N'kolbisson, 8 km W. of Yaounde (RMNH 19130-31), Obale, 30 km N. of Yanounde (ZMFK 15300), Victoria (Buchholz 1874a; Werner 1899), Bojongo (Buchholz 1874a), Efulen Kribi (Case 1909), Mt Cameroon, 600 m (ZMFK 1910), near Malende, near Mueli, Tombel, Mt Kupe (Eisentraut, 1963), Olounou (Fischthal 1976), Kumbe (Rasheed 1965; Joger 1982), Nkumajap, Foulassi, Ngam (Perret & Mertens, 1957), Nyasoso, Mt Kupe, 900 m (Klaver 1981), Bibundi, Isongo (Lampe 1911), Campo (Lampe 1911; Monard

1951), Mowange (Lampe 1911), Kribi (Werner 1902b; Tornier 1902), 30 km E. of Kribi (Loveridge 1937), Batanga (Loveridge 1936), Likomba, Mt Cameroon (Mertens 1938), Mosake, Ekona, Mt Cameroon (Mertens 1938), Mubenge, Mt Cameroon (Mertens 1938), Akak (Monard 1951), near Mundame, Dibongo near Edea (Müller 1910), Bonge, Itoki, N'dian, Edundu (Sjöstedt 1837), Johann-Albrechtshöhe (Tornier 1902), Banjo-Bamenda (Nieden 1910), Bipindi, Ebalowa (Tornier 1902), Longji (Nieden 1910), Kombé, Njom, Mfulaja (Perret & Mertens 1957), Mbio (Besom), Bascho, Ekuk, Ekob (Sternfeld 1917), Limbe (Werner 1899), Loango-Mündung, Barombi, Ssibange (Werner, 1902b), Beri, Batouri distr. (BM 1933.3.8.4), Yabassi distr. (BM 1938.6.10.23), Mamfe, 160—170 m alt. (BM 1949.1.3.54), Lomie distr. (BM 1937.12.1.64-65), Idenau (BM 1968.69), Bakebe (BM 1973.3370), Bisoro (BM 1969.1658- 59), Atolo (BM 1973.3353), Bashor, Mamfe (BM 1973.3354-60), Metet Mts (USNM 61173-74), Lolodorf (CAS 103169), E. of Tekmo, 650 m (CAS 104579-80), Buea (ZMH-R 01246-47), Bipindihof near Kribi (ZMH-R 01237), Sangmelima (CM 7013-8082), Nko'olong (CM 5310), Eseka (CM 60722), Sakbayeme, near Edea (MCZ 17557), Dja Posten (AMNH 4950-61), Nyabesson (FMNH 59043), Etulan (FMNH 59044), Ekowong, 70 mi S. of Ebolowa (FMNH 59045), 33 km N. of Benglois (ZMA 14597), Ototomo (ZMA 14598), Assok (ZMA 14600).

Nigeria: Old Calabar (Gray 1864; Smith 1865; Dunger 1967), Port Harcourt (Romer 1953b; Dunger 1967), Umukoroshie, Oban Hills (Dunger 1967), Balegete, Ikom (BM 1973.3351), Nko (BM 1973.3349-50), Osombe (UZM 51.186-196), Opobo River (BM 1974.7.39).

Togo: Togo (ZSM 23/1913).

Ghana: Quittah (Werner 1902b).

Central African Republic: La Maboke (MHNP 68-226), Bonkoko (MHNP 62-41/48), near Bangui (ZFMK 33637-38).

Equatorial Guinea: Gabo San Juan (Cap Saint Jean) (Boulenger 1905), Erinayong, 900 m (BM 1965.1430), Fernando Poo (Martin 1838), Musola (Boulenger 1906; Mertens 1941), San Carlos (Mertens 1964).

Gaboon: Makokou, Belinga, Oyem/Woleu N'ten (Knoepffler 1974), Lambaréné (Mocquard 1896; Werner 1902b), Rama (Werner 1902b).

Congo: Sibiti (De Witte 1967), Beniti River (BM 1901.8.118- 19), Benito (RMNH 4528), San Benito (MHNP 85-574), Congo français (Mocquard 1896).

General records: Calabar to Gaboon (Boulenger 1887, 1900); Rep. Congo, Gabon, Cameroon, F. Poo. Nigeria (De Witte 1967); Nigeria, Cameroon, F. Poo, Spanish Guinea, Gabon (Mertens 1966); region littorale du Congo francais, du Gabon et Cameroun et dans l'ile de F. Poo (Mocquard 1896).

Biotope: *C. cristatus* occurs in forested areas, i. e. lowland rainforest (Hylea) that reaches up to border the cloud- or montane forest areas at an altitude of approximately 900 m in mountainous regions near the coast. The border between these two types of forests is found at more elevated altitudes in mountainous regions away from the coast (Eisentraut 1973). The highest altitude at which *C. cristatus* has been recorded is 600 m in Fernando Poo (Mertens 1964) and 900 m on Mt Kupe (ZMFK 3780).

Chamaeleo* (*Trioceros*) *eisentrauti Mertens

Original description: Mertens, 1968. Bonn. zool. Beitr. 19: 70, figs 1, 2, plate.

Type specimens: Holotype (by original designation): ZFMK 5781, ♂, HBL 132 mm, TL 163 mm. Paratypes: ZFMK 5782-85: ♂, HBL 142 mm, TL 169 mm; ♀, HBL 123 mm, TL 135 mm; ♀, HBL 110 mm, TL 116 mm; ♂, HBL 125 mm, TL 144 mm; SMF 64320-22: ♂, HBL 123 mm, TL 152 mm; ♂, HBL 118 mm, TL 153 mm; ♀, HBL 102 mm, TL 119 mm; MHNG 1229.99, ♀, HBL 103 mm, TL 110 mm.

Terra typica: Dikume, Rumpi Mountains, West Cameroon, 1150 m, leg. M. Eisentraut, 17. II.—5. III. 1967; paratypes from the same locality, collector and date.

Derivatio nominis: Named after Prof. Dr. Martin Eisentraut, who collected this material during one of his journeys in Africa. For biographic notes see Böhme (1977, 1982).

Subsequent studies: Eisentraut (1973: 299, 343); Böhme (1974: 167, 1975b: 127); Klaver (1977:

193, 1981: 40, figs 11, 12); Böhme & Klaver (1981: 321, fig. 8c); Eisentraut (1982: 219, plate); Böhme & Bischoff (1984: 186); Gartshore (1986: 236); Klaver & Böhme (1986: 24); Böhme (1988: 148).

Specimens examined: Apart from the holotype and paratypes only two additional specimens were examined. These specimens (ZFMK 48562, ♂, HBL 99 mm, TL 115 mm, coll. J. Steinfurth and ZFMK 51168, ♀, HBL 118 mm, TL 130 mm, coll. J. Steinfurth & E. Wallikewitz) are the only specimens besides the type series known to be present in a museum collection.

Description: Head: Casque strongly elevated, in ♂ more than in ♀, the posterior part curving backwards again; no parietal crest, but a groove instead; lateral crests, orbital crests and rostral crests with large tubercles; temporal crest indistinct; ♂ with two short enlarged tubercles on the tip of the snout; well developed gular crest consisting of a pointed tubercle that is followed by numerous (up to 11) scaly, flattened gular lobes; in both sexes behind the nostrils a single pointed conical tubercle.

Body: Body scalation heterogeneous, i. e. small scales intermixed with numerous large rounded tubercles; membranous dorsal and caudal keel well developed and somewhat crenulate in ♂, less pronounced and less crenulate in ♀, dorsal and caudal keel separated at the level of the sacrum; in ♂ the caudal keel is higher than the dorsal keel; outer margin of the dorsal keel with a double row of scales; ventral crest of conical tubercles present; no white midventral line.

Dimensions: TL larger than HBL in both sexes. Maximal dimensions: ♂, HBL 142 mm, TL 169 mm (ZFMK 5782); ♀, HBL 133 mm, TL 135 mm (ZFMK 5783).

Coloration: The general colour of the ♂ of *C. eisentrauti* is blue-greenish with two large brownish spots on the back reaching onto the dorsal keel; the caudal keel appears to be somewhat brownish as well (Mertens 1968). Unpublished colour photo material of a ♀ specimen shows it to have a similar coloration with the large rounded tubercles on the body more lightly coloured.

Illustrations: Colour photos of this rare and relatively unknown species were published by Mertens (1968) and Eisentraut (1982).

Hemipenis: Truncus calyculate, apex with four rotula; two papillary fields at the base of the sulcal rotulae, each with up to 8 papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: A smooth muscle network covers the entire luminal surface of the lung; two large septa are present, the larger one extending far backwards; only two diverticula are present terminally at the middle and the posterior chamber; a diaphragm and two small dorsal septa are present as well; a gular pouch is absent (Klaver 1981).

Distribution: This species is only known from the type locality (Fig. 2).

Biotope: *C. eisentrauti* is distributed in montane forest areas ot the Rumpi Mts at an altitude of 1100 m.

Chamaeleo (*Trioceros*) *feae* Boulenger

Original description: Boulenger, 1906. Ann. Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria, Genova 2: 207, fig. 4.

Type specimens: Boulenger (1906) based his description of *C. feae* on a series of four specimens, viz. one ♂ and three ♀, that were deposited in the collections of the Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria in Genova and the British Museum. We found two of the putative ♀ of the syntype series present in the MCSN collection to be ♂, so the syntype series consists of three ♂ and one ♀. The largest specimen is selected here as lectotype, the remaining three specimens thus becoming paralectotypes.

Lectotype (by present designation): MCSN-EE 28165, ♂, HBL: 100 mm, TL: 108 mm. Paralectotypes: MCSN-EE 28165, ♂, HBL: 78 mm, TL: 72 mm; MCSN-EE 28165, ♂, HBL: 95 mm, TL: 36 mm; BM 1906.3.30.65, ♀, HBL: 78 mm, TL: 66 mm.

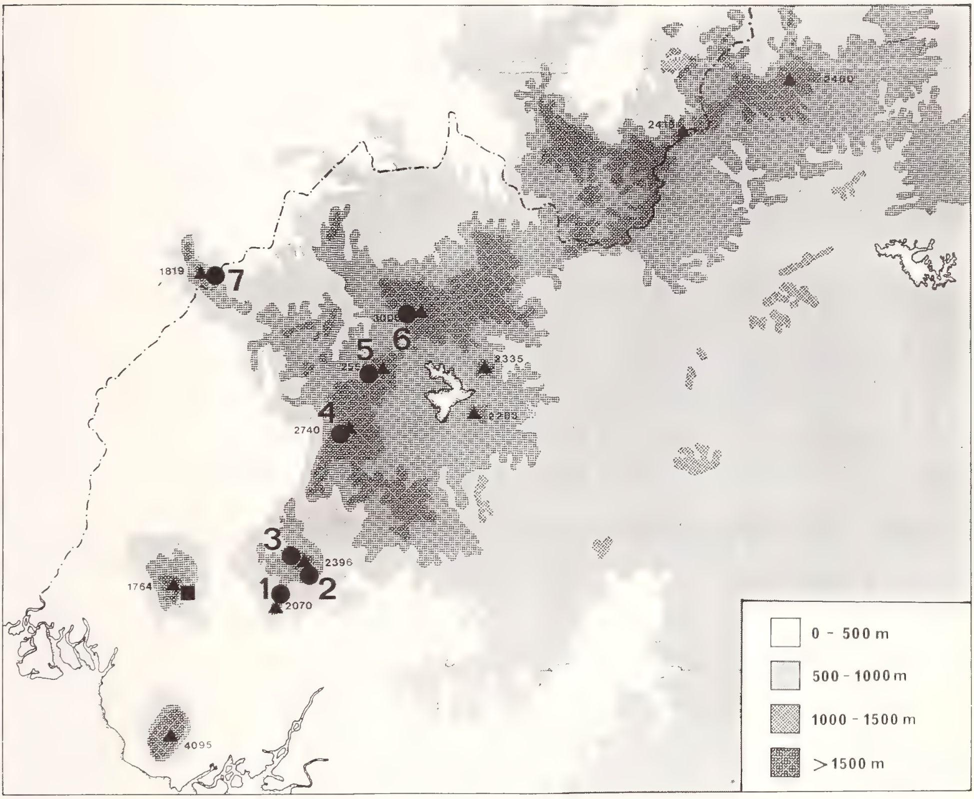


Fig. 2: Distribution of *C. eisentrauti* (■) and *C. quadricornis* (●) in Cameroon and Nigeria. 1 — Esosung/Mt. Kupe, 2 — Nsoung/Manengouba Mts., 3 — Lake Manengouba, 4 — Foto, Dschang/Bambouto Mts., 5 — Mt. Lefo, 6 — Mt. Oku, 7 — Obudu Plateau. See text for locality references.

Terra typica: Moka, Fernando Poo, 1350—1500 m alt., leg. L. Fea, 1897—1903. Paralectotypes from the same locality, collector and date.

Derivatio nominis: Named after Leonardo Fea, who collected the type series during his travels in Western Africa from 1897 to 1903. For an itinerary see Fea (1898/99, 1900, 1902), for biographical notes see Gestro (1904).

Subsequent studies: Müller (1910: 593); Werner (1911 b: 5, 37); Sternfeld (1917: 456); Hillenius (1959: 74, 76); Capocaccia (1961: 101); Hillenius (1963: 207); Mertens (1964: 218); Oates (1965: 87, fig.); Mertens (1966: 20); Eisentraut (1973: 299, 377, fig. 18); Klaver (1977: 193, 1981: 40); Böhme & Klaver (1981: 326); Klaver & Böhme (1986: 24).

Specimens examined: Fernando Po (Bioko): MCSN 28165, Moka, ♂, 100/108, lectotype. MCSN 28165, Moka, ♂, 78/72, paralectotype. MCSN 28165, Moka, juv. ♂, 95/36, paralectotype, tail damaged. BM 1906.3.30.65, Moka, ♀, 78/66, paralectotype. BM 1960.1.3.34, Moka, juv, 55/58. BM 1969.2519, 2521-22, 2527, 2530, 2536-37, 2540, 2543, 2546, Moka valley, ♀, 85/80; ♀, 79/66; ♂, 97/95; ♂, 87/80; ♂, 81/80; ♂, 78/72; ♂, 78/71; ♀, 84/76; ♂, 81/78; ♀, 84/74. BM 1969.2520, 2525-26, 2528-29, 2532-35, 2541, 2544, 2548, Moka valley: Gaesa Mioka, ♀, 78/66; ♂, 70/70; ♀, 75/67; ♀, 81/81; ♀, 56/55; ♀, 82/62; ♀, 83/74; ♀, 80/61; ♀, 88/76; ♀, 83/73; ♂, 78/79; ♂, 67/61. BM 1969.2523-24, 2538-39, 2542, 2547, Moka valley: Bioko, ♀, 88/78; ♂, 89/93; ♀, 72/63; ♀, 84/71; ♂, 86/79; ♀, 74/67. BM 1969.2531, Moka region, ♀, 73/63. BM 1969.2545, Moka valley, near Malaco, ♂, 104/107. BM 1969.2549, Moka valley: Mioko, ♀, 81/66. FMNH 195967, Moca, ♂, damaged. FMNH 195968, Moca, ♀, 77/67. SMF 60364-367, Moca: ♂, 83/87; ♂, 94/95; ♀, 98/89; ♀, 84/73. ZFMK 9371-9382, Moca: ♀, 87/65; ♂, 97/95; ♀, 85/75; ♂, 79/79; ♀, 86/74; ♀, 84/63; ♀, 88/79; ♀, 82/71; ♂, 77/71; ♂, 71/73; ♂, 84/81; juv., 58/53.

Description: Head: Dorsal surface of the casque flat, casque raised and pointed posteriorly; lateral crest well developed with pointed triangular tubercles; short poorly developed temporal crest; scales on top of the head large, unequal in size; gular crest, consisting of 3—12, but mostly 5—7 conical tubercles; no parietal crest and horns.

Body: Body covered with granular scales intermixed with large, circular, flat tubercles of irregular size; male with strongly crenulate dorsal keel and a small less crenulate caudal keel; both keels are supported by elongated neural spines of the vertebrae, outer margin of the dorsal keel with double row of scales; female without dorsal and caudal keels; no ventral crest.

Dimensions: TL generally larger than HBL in bot sexes; maximal dimensions: ♂, HBL/TL 104/107 (BM 2545); ♀, HBL/TL 98/89 (SMF 60366).

Coloration: Oates (1965) mentioned *C. feae* to be a beautiful green chameleon. Unpublished colour photos show ♂ specimens with the larger tubercles on head and body more lightly coloured.

Illustration: Only one black and white photo of *C. feae* is known from literature (Oates 1965).

Hemipenis: Truncus calyculate; apex with four denticulated rotulae; at the base of each sulcal rotula a large papillary field with up to 16 elongate papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: A smooth muscle network covers the entire luminal surface of the lung. Four or five diverticula may be present. Two large septa of unequal size are connected with the lateral, medial and ventral wall of the lung. They subdivide the lumen in three successive chambers. The middle and the posterior chamber terminate in a diverticulum. The remaining 2—3 diverticula are always attached to the posterior chamber. A diaphragm and three small dorsal septa are present as well. A gular pouch is absent (Klaver 1981).

Status: Mertens (1964, 1966) considered *C. feae* a subspecies of *C. montium*. We think his argumentation is not valid and treat *C. feae* as a valid species. For a detailed discussion see *C. montium* under the subheading Subspecies.

Distribution: Apart from the type locality (Moka, Fernando Poo) *C. feae* has been recorded from the following localities (Fig. 1): Geasa Mioka, Moka valley, 1600 m (BM 1959.2520 a.o.), Mioko, Moka valley, (BM 1959.2549), near Malaco, Moka valley, 1550 m alt. (BM 1959.2545).

Biotope: *C. feae* is a typical montane species that occurs in the higher altitudes (1300—1600 m) of Fernando Poo, in cool and wet montane forest areas.

Chamaeleo (Trioceros) montium Buchholz

Original description: Buchholz, 1874a. Mber. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 88.

Type specimens: The original description of *Chamaeleo montium* has been credited to Buchholz and dated in the year 1874. His description was presented at the "Gesammtsitzung vom 22 Januar 1874" of the "Königliche Preussische Akademie der Wissenschaften zu Berlin". The actual publication of the description, however, took place in 1875 as can be inferred from the title page of the relevant issue of the Monatsberichte, viz.: "1875 (Aus dem Jahre 1874)". This would only change the year of Buchholz's description had not Albert Günther of the British Museum published an article on *C. montium* in 1874 (received June 9, 1874; read June 16, 1874; published October 1874; cf. Duncan 1937). Günther gave a detailed description of an adult male, an adult female and a juvenile male accompanied by an illustration of these three specimens. He referred to what he obviously considered the original description: "*Chamaeleo montium*, Buchholz, Berlin, MB. 1874, p. 88, figs 1—4." This reference to page number and figures is correct, although the figures were not included in the article containing the description. They appeared in a second article of Buchholz published in the same volume, viz. Mber. K. preuss. Akad. Wiss. 1875 (Aus dem Jahre 1874): 298—301. The year of publication in Günther's reference is according to the foregoing incorrect. If Günther's description was published before the one of Buchholz, then his description has precedence. His description fulfils all the requirements of a valid original description, even if unintentional and his reference to Buchholz notwithstanding. Günther's reference to the name *C. montium* is not so puzzling as he and Buchholz by way of Peters corresponded, but the exact reference to page number and figures is if the relevant articles were not to be published until 1875! In his article Günther mentioned in a footnote attached to the discussion of *Rhampholeon spectrum*: "Three weeks after the present communication had been sent to the Society, I received through the kindness of Prof. Peters an early separate copy of Dr. Buchholz's second paper on these Chameleons, . . .". From the text of Günther's paper it can be ascertained that this second paper was the one containing the illustrations of *C. montium*. Considering the exact reference to page number and figures of Buchholz's papers by Günther and the fact that an early separate copy of the second paper was exchanged during the summer of 1874, we infer that Günther must also have received an early separate copy of the first paper of Buchholz in advance of the proper publication. In that case Buchholz's description has precedence over the one by Günther as the date of publication was advanced (art. 21h, ICZN). Consequently Buchholz's description is valid and the date of publication is indeed 1874, but for a different reason than subsequent authors realised. Buchholz (1874a) based his description on two specimens, one male and one female, without designating a type. Consequently both specimens are to be considered syntypes. The specimens are present in the collection of the Berlin museum, we designate the male as lectotype, thus the female becomes paralectotype.

Lectotype (by present designation): ZMB 8025.1, ♂, HBL: 120 mm, TL: 120 mm. Paralectotype: ZMB 8025.2, ♀, HBL: 100 mm, TL: 93 mm.

Terra typica: Bojongo, Mt Cameroon, Cameroon, coll. & leg. R. Buchholz 1874. Paralectotype of same locality, collector and date.

Derivatio nominis: Named after the restricted geographical distribution in mountainous regions, i.e. Mt Cameroon.

Synonymy: *Chamaeleo montium grafi* Mertens, 1938, Abh. senckenb. naturf. Ges. 442: 40 (see under subheading Variation). *Chamaeleo monticum* (ex errore) Rieppel, 1987, Zool. J. Linn. Soc. 89: 54.

Subsequent studies: Buchholz (1874b: 301; figs 1—4); Günther (1874: 442, pl. 56); Peters (1876: 196); Boulenger (1887: 470); Matschie (1892: 108); Sjöstedt (1897: 20); Werner (1897: 402); Werner (1898: 205, 1899: 133); Tornier (1899: 259, 1901: 63, 1902: 677); Werner (1902b: 398); Boulenger (1906: 207); Müller (1909: 111, 1910: 592); Nieden (1910b: 28); Lampe (1911: 182); Werner (1911a: 394, 1911b: 35); Germerhausen (1913: 527); Sternfeld (1917: 456); Schmidt (1919: 600); Pasqual (1937: 34); Mertens (1938: 39, 41, pl. 8, 9, figs 36—41); Angel (1940: 394); Monard (1951: 126, 143); Klingelhöffer (1957: 220, fig. 181); Perret (1957: 87); Perret & Mertens (1957: 582, fig. 8); Dischner (1958: 320, figs); Hillenius (1959: 69); Mertens (1959: 117); Oeser (1961: 53); Eisentraut (1963: 265); Hillenius (1963: 207); Mertens (1964: 219, 1966: 20, 21, 1967: 65, 1968: 72, 1970: 203); Eisentraut (1973: 377, fig. 18); Böhme (1975a: 31); Klaver (1977: 173, figs 21, 22, 1979: 165); Meier (1979: 32, figs); Klaver (1981: 43, 44); Böhme & Klaver (1981: 321, 324, fig. 8d); Joger (1982: 327); Eisentraut (1982: 43, 44, 66, figs); Gartshore (1986: 237); Klaver & Böhme (1986: 22, fig. 8); Rieppel (1987: 54); Böhme & Schneider (1987: 254); Böhme (1988: 11).

Specimens examined: Cameroon: ZMB 8025-1, Bojongo, MtCameroon, ♂, 120/120, lectotype. ZMB 8025-2, Bojongo, Mt Cameroon, ♀, 100/93, paralectotype. ZMB 8916 (3 specimens), Victoria, ♂, 100/103; juv. ♂, 65/55; ♀,66/64. BM 74.6.8.4-9, Cameroon, ♂, 119/110; ♂, 113/118; ♂, 110/107; juv., 91/85; ♀, damaged; ♀, damaged. BM 76.3.8.1-2, Cameroon, ♂, 80/84; ♂, 124/118. BM 1929.2.27.1, British Cameroon, ♂, 112/118. BM 1906.3.30.63-64, Buea, ♂, 88/92; ♀, 96/80. BM 1971.314-15, Atolo, Mamfe div., ♂, 98/109; ♂, 92/97. BM 1968.445-48, Buea, all damaged. BM 1968.70- 75, Buea, ♂, 114/116, ♂, 113/118; ♂, 113/124; ♂, 90/102, ♂, 104/100; ♀, 71/66. BM 1969.1661-64, Buea, ♂, 104/109; ♂, 98/103; ♂ & ♀, damaged. CAS 104566, Nyasoso, Mt Kupe, ♂, 94/103. CAS 125567-80, Buea, Mt Cameroon, ♂, 101/101; ♂, 118/121; ♂, 110/98; ♂, 107/106; ♂, 84/85; ♂, 98/107; ♂, 103/118; ♂, 111/105; juv., 57/57; ♀, 68/68; ♀, 81/81; ♀, 74/72; ♀, 72/66; ♀, 76/73. CAS 136178-79, Bakossi, Nasuki, N. of Tombel, ♂, 80/87; ♂, 70/75. FMNH 19800, 19802-810, 19812-13, Buea, ♂, 118/121; ♂, 108/107; ♂, 90/96; ♂, 82/79; ♂, 90/92; ♂, 87/82; ♂, 102/106; ♂, 90/89; ♀, 95/90; ♂, 69/60; ♂, 103/109; ♀, 103/92. FMNH 195965-66, Buea, ♂, 86/85; ♂, 105/105. FMNH 196242-44, Nasuki, ♀, damaged; ♂, 56/61; ♂, 85/89. MCSN 28153, Buea, ♂, 115/120. MCZ 4108, Mt Cameroon, ♂, 100/103. MCZ 27118, between Buea and Moyuco, ♀, 89/83. MCZ 54127, near Buea, ♂, 98/108. RMNH 4665 (2 specimens), Mt Kupe, ♂, 116/122; ♀, 82/72. SMF 48071, Mt Cameroon, ♂, 95/97. SMF 51556, Mt Cameroon, ♂, 80/78. SMF 26363, Buea, ♂, 115/124. SMF 52529-32, Nkongsamba (this locality record (cf. Perret & Mertens 1957) is erroneous and should read Nsoung, 1500 m; Perret, pers. comm.), ♀, 90/79; ♀, 89/79; juv. ♂, 66/63; ♂, 108/116. SMF 22460, Mongonge, Mt Cameroon, ♂, 109/108, holotype *C. m. grafi*. SMF 22461-62, Mongonge, Mt Cameroon, ♂, 112/120; ♂, 113/116, paratypes of *C. m. grafi*. SMF 53198, Buea, ♂, 121/124. SMF 64999, Nyasoso, Mt Kupe, ♂, 104/110. SMF 64998, Dikume, Rumpi Mts, ♂, 106/120. SMF 29998, Buea, ♂, 100/105. SMF 24769, Moliko, ♀, 82/74. SMF 24767, Klein Soppo, juv. ♂, 58/55. SMF 26364-65, Buea, ♂, 104/102; juv. ♀, 60/53. SMF 16460, Buea, juv. ♂, 66/66. SMF 16297-98, Buea, ♂, 101/105; ♀, 72/63. SMF 24768, Mossaka, ♂, 92/100. SMF 45102, near Nyasoso, Mt Kupe, ♂, 112/113. SMF 24751-52 & 57, Buea, ♀, 85/73; ♀, 79/75; ♀, 85/77. SMF 24749, Buea, ♂, 112/110. SMF 51647-49, Buea, ♂, 103/113; ♂, 116/123; ♂, 121/130. ZFMK 5789-91, Dikume, Rumpi Mts, ♂, 102/110; ♀, 88/77; ♂, 84/83. ZFMK 5787-88, Nyasoso, Mt Kupe, ♂, 88/98; ♂, 81/77. ZFMK 15498, Nyasoso, Mt Kupe, ♀, 77/70. ZFMK 20039, Mt Kupe, ♀, 72/66. ZFMK 15501-04, 15513-36, Nyasoso, Mt Kupe, ♂, 85/85; ♀, 71/66; juv., 45/45; juv., 30/34; ♂, 94/100; ♂, 97/101; ♂, 108/113; ♂, 120/123; ♂, 93/96; ♂, 103/110; ♂, 86/91; ♂, 87/97; ♀, 84/85; ♂, 74/79; ♀, 80/88; ♂, 65/62; ♂, 60/61; ♂, 71/75; juv., 45/42; ♀, 88/83; ♂, 100/104; ♂, 64/74; ♀, 76/74; ♀, 89/78; ♀, 82/77; ♀, 89/87; ♀, 85/77; ♀, 82/76. ZFMK 15505-11, Soppo, Mt Cameroon, ♂, 92/100; ♂, 100/103; ♂, 76/75; ♂, 75/78; ♂, 48/48; juv., 38/41; ♂, 34/36. ZFMK 20757-58, Mt Kupe, ♂, 96/94; ♀, 83/damaged. ZFMK 15512, Buea, ♂, 105/96. ZFMK 8844, Buea, ♂, 115/113. ZFMK 15480-85, 15490-97, Buea, ♂, 113/127; ♂, 110/112; ♂, 111/116; ♂, 92/96; ♀, 75/72; juv.♂, 45/45; ♂, 94/102; ♀, 91/72; ♀, 72/73; ♀, 63/63; ♀, 57/54; ♀, 57/57; juv.♀, 34/36; juv.♀, 34/37. ZFMK 15486-89, near Buea, ♀, 95/damaged; ♀, 95/83; ♀, 83/77; ♂, 62/62. ZFMK 15287-90, 15537-40, 1900-09, 15587-602, 9066-84, 20040-41, Buea, ♂, 85/74; ♂, 88/89; ♀, 90/81; ♀, 96/86; ♂, 98/105; ♂, 104/109; ♂, 117/122; ♂, 110/110; ♂, 77/85; ♂, 100/107; ♂, 103/104; ♂, 110/112; ♂, 104/108; ♂, 52/56; ♀, 85/85; ♀, 65/65; ♀, 81/76; ♀, 83/75; ♂, 112/120; ♂, 114/118; ♂, 85/91; ♂, 68/77; ♂, damaged; ♀, 80/71; ♀, 88/88; ♀, 85/77; ♀, 85/80; ♀, 77/68; ♀, 77/72; ♀, 79/77; ♀, 69/66; ♀, 92/91; ♀, 78/73; ♀, 64/60; ♀, 94/96; ♂, 121/126; ♂, 117/111; ♂, 111/106; ♂, 112/112; ♂, 104/110; ♂, 95/113; ♂, 77/66; ♀, 84/71; ♀, 94/87; ♀, 82/94; ♀, 80/75; ♀, 80/75; ♀, 77/68; ♀, 86/87; ♀, 90/81; ♀, 71/60; ♀, 82/72; ♀, 68/65; ♂, 104/116; ♀, 87/78. ZFMK 41515-16, near Buea-falls, 1250 m alt., ♂, 99/105; ♀, 93/78. ZFMK 48561, Buea, ♀, 71/71. ZFMK 49015-20, Buea, ♂, 119/126; ♂, 100/92; ♂, 83/89; juv. ♂, 60/59; ♀, 81/81; ♀, 80/75. ZFMK 49837, Buea, ♂, 131/damaged. ZMA 10246 (2 specimens), Buea, ♂, 107/104; ♀, 89/75. ZMA-GS, Mt Kupe, ♂, 104/103. ZMH 2694.96-97, Buea, ♂, 92/95; ♂, 109/122. ZMH 3615.98-105, Buea, ♀, 78/67; ♂, 95/106; juv., 53/53; ♀, 94/86; juv., damaged; ♂, 113/115; ♂, 104/103; ♂, 105/108. ZMH 3617.4-21, 3617.72-95, 3616.22-72 & 74, Esosung, Mt Kupe, ♀, 65/63; ♀, 94/92; ♀, 65/60; ♀, 94/82; juv., 44/46; ♀, 101/98; ♀, 72/68; ♀, 80/80; ♀, 93/75; ♀, 87/84; ♀, 79/77; ♀, 91/80; ♀, 65/58; ♀, 59/59; ♀, 95/84; ♀, 81/80; ♀, 77/67; ♀, 49/49; ♀, damaged; ♀, 86/71; ♀, damaged; ♀, 88/81; ♀, 74/73; ♀, 81/71; ♀, 99/87; ♀, 95/84; ♀, 90/77; ♀, 77/66; ♀, 61/57; ♀, 86/81; ♀, 92/90; ♀, 88/77; ♀, 84/87; ♀, 86/78; ♀, 95/90; ♀, 90/84; ♀, 89/85; ♀, 84/78; ♀, 72/68; ♀, 87/83; ♀, 64/61; ♀, 89/79;

♂, 110/118; ♂, 113/119; ♂, 118/124; ♂, 113/116; ♂, 107/99; ♂, 103/101; ♂, 105/116; ♂, 117/120; ♂, 116/128; ♀, 49/48; ♂, 115/141; ♂, 106/94; ♂, 108/104; ♂, 97/103; ♂, 110/116; ♂, 72/72; ♂, 108/113; ♂, 110/113; ♂, 115/120; ♂, 122/123; ♂, 72/80; ♂, 92/94; ♂, 99/103; ♂, 120/124; ♂, 75/77; ♂, 87/92; ♂, 120/133; ♂, 102/110; ♂, 110/117; ♂, 118/128; ♂, 113/118; ♂, 112/117; ♂, 107/123; ♂, 105/105; ♂, 109/119; ♂, 114/118; ♂, 100/112; ♂, 117/126; ♂, 104/105; ♂, 106/109; ♂, 113/120; ♂, 114/121; ♂, 117/115; ♂, 100/97; ♂, 98/98; ♂, 116/107; ♂, 110/110; ♂, 99/104; ♂, 113/121; ♂, 60/60; ♂, 105/100; ♂, 61/64; ♂, 95/103.

Description: Head: Casque flat and moderately elevated posteriorly, more or less rounded at the end; lateral crest well developed and tubercular; temporal crest meets the lateral crest where the latter turns upwards towards the elevated posterior part of the casque, triangular area between lateral and temporal crests strongly tubercular; upper part of the skull with polygonal scales of unequal size, no parietal crest but a groove instead; poorly developed gular crest of 2-5 somewhat larger conical scales (contrary to most previous references); lower lip with enlarged scales; behind nostril often a single enlarged conical scale; ♂ with two large annulated horns on the snout, in ♀ these are indicated by enlarged conical tubercles.

Body: Body scalation heterogenous, i. e. small flat scales irregularly intermixed with large oval flat tubercles on the flanks; ♂ with a (sometimes strongly) crenulate dorsal keel and a higher caudal keel supported by elongated neural spines, dorsal and caudal keel clearly separated at the level of the sacrum; tail keel ends abruptly; ♀ without keels and only a slight crenulation at the anterior part of the dorsum; dorsal margin of the keel with double row of scales, no ventral crest and midventral line.

Dimensions: TL smaller, equal or larger than HBL in both sexes. Maximal dimensions: ♂, HBL/TL 121/130 (SMF 51649), ♀, HBL/TL 101/98 (ZMH 3617.9).

Coloration: In ♂ body bright green to brown-green with a broad diagonal yellowish-green band on the flanks, large oval scales in this band also yellowish-green, those outside the band white and bright blue, larger scales on the top of the head, on the lips and in the temporal area white, dermis in the throatgrooves between gular scalation white, eyelids with dark radial bands and a broad dark line from behind the eye up to the tip of the casque, ♀ more uniformly green coloured, often with a brownish reticulation, dermis of the throat white, that of the belly red (Buchholz 1874a, Mertens 1938).

Illustrations: Of the various excellent illustrations known from literature the four colour-photos of fighting males by Meier (1979) are to be pointed out.

Hemipenis: Truncus with large calyces, apex with four small denticulated rotulae, next to the sulcal rotulae are two papillary fields, each consisting of 16 papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: A smooth muscle network covers almost the entire surface of the lung, three to five diverticula may be present, two large septa are connected with the lateral, medial and ventral wall of the lung, a diaphragm and three small dorsal septa are present, a gular pouch is absent (Germerhausen 1913, Klaver 1977, 1981).

Biology: Mertens (1938) reported on the threat display and the reproductive behaviour (January—February). The deposition of eggs was recorded in November. Oeser (1961) recorded a life span of *C. montium* of at least 9 years. Males of *C. montium* are known to fight each-other using their horns in pushing contests. Meier (1979) published four colour photographs of such a contest.

Variation: Mainly on account of a somewhat aberrant horn configuration Mertens (1938) established the subspecies *C. montium grafi* for three ♂ specimens from Mongonge at the north-west face of Mt Cameroon (holotype: SMF 22460 and paratypes: SMF 22461 & 62, coll. Oeser 1937). We do not consider this subspecies valid as the observed horn configuration falls well within the morphological variation of *C. montium* s. str. We found *grafi*-like horns in specimens from Buea, e. g. SMF 26363 and 24749 (the latter mentioned by Mertens in his 1938 paper), from Soppo, e. g. ZFMK 15508 and from Esosung, Mt Kupe, e. g. ZMH 3616.52. Moreover, many more different types of horns were observed, viz. straight diverging horns, diverging horns that are curved inwards and diverging horns that are curved outwards. Apart from these observations the horns may also be more or less elevated, i. e. instead of lying in a horizontal plane parallel to the upper lip as they normally do, they may be pointed more upwards or downwards. In one case horns that are strongly curved ventrad were observed, but this is most probably an anomaly. Consequently, the specimens from Mongonge do not constitute a subspecies, nor can they be considered as members of "eine nur sehr lokal verbreitete etwas abweichende Population" (Eisentraut 1963) as the *grafi*-like horns occur throughout the entire range of the species. Perret & Mertens (1957) mention the possibility of a separate subspecies for a ♂ specimen from Nkongsamba because of its strongly crenulate dorsal keel. However, the same reasoning applies here as in the case of the *grafi*-like horns, as such crenulate keels occasionally occur in specimens from other localities as well, e. g. Buea (ZMH 2694-97, SMF 24749, 26363). In a few specimens originating from the Rumpi Mts and Mt Kupe two large conical tubercles were observed at the dorsal base of the horns. In a few other specimens the casque was not only elevated posteriorly, but curved down and backwards again at the extremity. Both observations strongly remind us of the natural situation as found in *C. quadricornis*, of which *C. montium* is a close relative (Böhme & Klaver 1981).

Subspecies: Four subspecies are recognized in literature, viz. *C. m. montium*, *C. m. camerunensis*, *C. m. feae* and *C. m. grafi* (Mertens, 1938, 1964, 1966). In the previous section we already discussed the status of *C. m. grafi* and it was shown not to be a valid subspecies. The subspecific status of the three other taxa will be dealt with subsequently and jointly as Mertens (1964) assigned them their subspecific rank simultaneously in his paper on the reptiles of Fernando Poo. In this paper Mertens (1964) discussed the unique position of *C. feae* within the herpetofauna of the island. This herpetofauna can be characterized as an impoverished African fauna, i. e. all species occurring on Fernando Poo are conspecific with species on the African continent and only in a few cases are Fernando Poo representatives endowed with a distinct subspecific status. *C. feae* appeared to be the only endemic species of reptile present on Fernando Poo. Mertens tried to remedy this incongruity by postulating a close relationship between *C. feae* and the continental *C. camerunensis* and *C. montium*. This enabled him to treat *C. feae* as a subspecies of yet another continental species and to fit it agreeably into the faunistic scheme. He complemented his argument with a historical zoogeographic explanation of how the distribution and ensuing formation of subspecies came to be to support his phylogenetic assumptions. To our opinion Mertens put despite his elaborations to the contrary the zoogeographical cart before the phylogenetic horse. As to his discussion of the phylogenetic relationships Mertens referred to Müller (1910), who thought *C. camerunensis* and *C. feae* were related, and to Boulenger (1906), who stressed the relationship of *C. feae* and *C. montium*. Not mentioned, although available in prominent papers at the time, were Sternfeld (1917), who discussed at length the relationship of *C. feae* and *C. camerunensis*, species that to his opinion ". . . *cristatus* erheblich näher [stehen], wenn sie nicht überhaupt als Unterarten dieser Form betrachtet werden müssen", and Schmidt (1919), who considered a possible relationship between *C. camerunensis* and *C. ituriensis*. The point we wish to make is not so much that we think the opinions of the last two authors are to be favoured to those of Müller and Boulenger. We only like to register that different opinions as to the relationship were available but ignored by Mertens in his argument.

Mertens (1964) repeatedly stressed the morphological differences between *C. camerunensis*, *C. feae* and *C. montium* and concluded, surprisingly, that their similarity is so great, that one can consider the three forms without more ado as subspecies. Admittedly the three forms have, despite their differences, characters in common (as is to be expected in species of the same species-group), but inferences concerning their phylogenetic relationship (among themselves and with other species) are best to be arrived at by studying these characters closely instead of postulating relationship out of zoogeographical convenience. In a forthcoming paper we shall elucidate the phylogenetic relationship of the species of the *C. cristatus* group. *C. feae* and *C. montium* will be shown to be closely related species; *C. camerunensis* is more distantly related to either of them and appears to be more closely related to *C. cristatus*.

To explain the present geographical distribution of the putative subspecies Mertens (1964) relied on Eisentraut (1963), who argued that relationship between montane taxa presently occurring on isolated and often distant mountain ranges in West and East Africa can be explained with the hypothesis concerning the expansion of the montane forest habitat towards lower

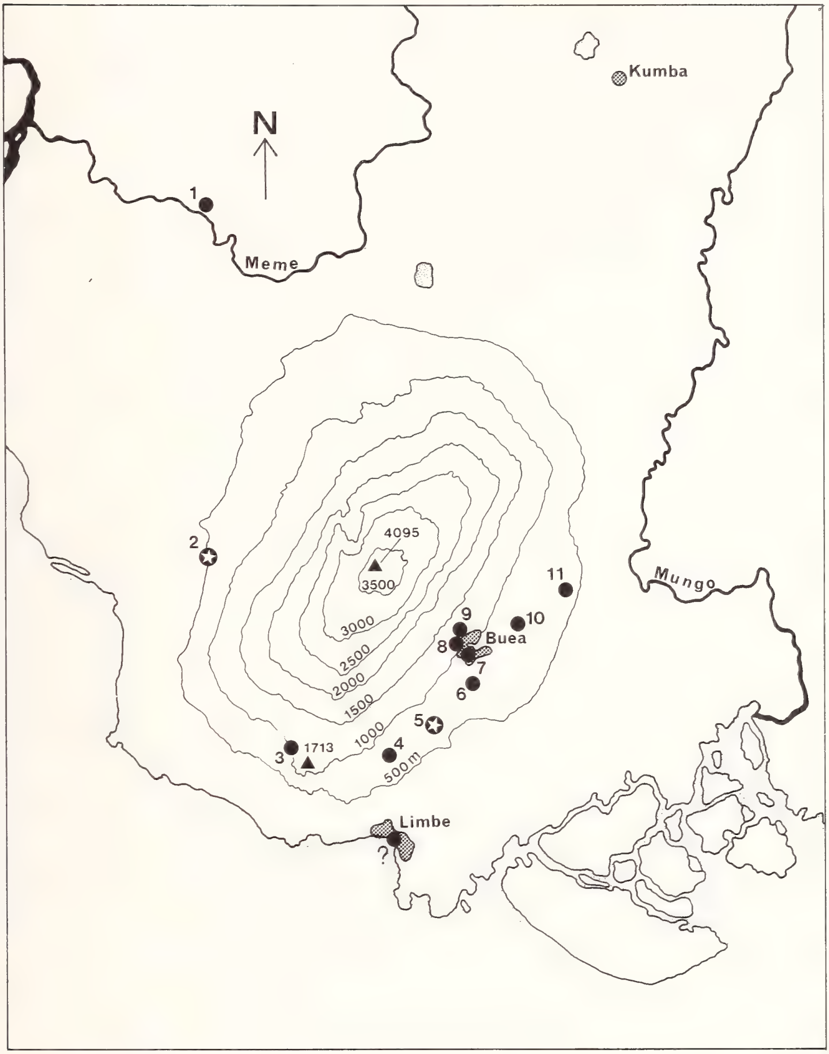


Fig. 3: Distribution of *C. montium* in the Mt Cameroon area. Dots with stars indicate type localities (see text). 1 — Mbongo, 2 — Mongonge, 3 — Bonenza, 4 — Mapanja, 5 — Bonjongo, 6 — Soppo (= Klein Soppo), 7 — Buea, 8 — near Buea, 9 — Buea falls, 10 — Moliko, 11 — Ekona and Musake. Locality references in the text.

altitudes during cool, pluvial periods in the Pleistocene. The presently isolated montane forest patches and the species inhabiting them were once part of one continuous montane forest belt that stretched from West Africa along the northern margin of the Congo lowland forest area towards East Africa. Mertens (1964) argued that during the period of montane forest expansion the sea level was lowered so much that Fernando Poo ceased to be an island and became connected with continental Africa. This land-connection would then have enabled the ". . . altertümlichste Rasse...", *C. camerunensis*, presently distributed in the lowlands south of Mt

Cameroon, to reach Fernando Poo, where it subsequently evolved into a montane form, viz. *C. feae*. Similarly, but supposedly much earlier because of more profound morphological differences, a (sub-)montane form evolved from *C. camerunensis* on the continent, viz. *C. montium*. Although we consent to a land-connection between Fernando Poo and the African continent that made it possible for the ancestor of *C. feae* to reach the present island, we think it takes neither a lowland species to make this crossing, nor its subsequent evolution into a montane form to explain the present *C. feae*. Eisentraut's (1963) reasoning (which he expanded in 1973 to include Fernando Poo) as to the expansion of the montane forest habitat towards lower altitudes makes the dispersal of an already (sub-)montane chameleon species across the land-connection possible and more likely. Subsequent contraction of the montane forest and ensuing advancing of lowland habitat isolated the (sub-)montane chameleons of Fernando Poo from their mainland conspecifics even before the land- connection between Fernando Poo and Africa was severed. The isolation of the incipient *C. feae* from its closest relative (incipient *C. montium*) is, therefore, likely to have occurred much earlier than the isolation of the various populations of *C. montium* on Mt Cameroon, Mt Kupe, Rumpi Mts and the Manenguba Mts. This explains why *C. feae* is morphologically distinct from *C. montium*, whereas the populations of this latter species show no profound morphological differences and are considered conspecific.

Apart from the absence of direct phylogenetic affinity between the two species concerned and *C. camerunensis*, it can be argued that a lowland species like *C. camerunensis* was probably forced into a lowland habitat refugium far away from the then existing land connection, which Mertens (1964) supposed it to have crossed (Eisentraut, 1963, 1973). The explanation as to why *C. camerunensis* does not occur on Fernando Poo is not to be found in its subsequent evolution into the montane *C. feae*, but in its late arrival on the scene, i. e. after Fernando Poo had become an island again. This explanation is congruent with the relative scarcity of lowland species in relation to the number of montane species on Fernando Poo and the observation that lowland species that did manage to reach Fernando Poo, e. g. *C. cristatus* and *C. owenii*, do not differ significantly from their African relatives with which they are indeed considered to be conspecific. The fact that *C. cristatus* and *C. owenii* did manage to reach Fernando Poo may well be the result of their faster mode of dispersal made possible by their wider ecological range as compared to that of *C. camerunensis*. For instance, *C. cristatus* ranges from sea level up to 900 m on Mt Kupe and 600 m on Fernando Poo, whereas *C. camerunensis* is essentially a lowland form. That the lowland forest habitat was once very much restricted by the expansion of the montane forest habitat into a montane forest belt that reached from West Africa north of the Congo basin towards East Africa (Eisentraut 1963, 1973) can also be inferred from the distribution of other chameleon species. For instance, *C. deremensis*, occurring in the Usambara and the Uluguru Mts, Tanzania, is clearly related to the species of the *C. cristatus* group as can be inferred from its gross morphology (e. g. dorsal and caudal keels, casque shape, scalation, dorsum with a double row of scales and lung septation).

Thus in view of the phylogenetic relationship (or lack thereof) of the species concerned, as well as the relationship and distribution of other chameleon species on Fernando Poo and Africa, and with a more proper consideration of Eisentraut's views, a better and more parsimonious explanation than that of Mertens (1964) can be given.

A (sub-)montane ancestral species spread over Fernando Poo and continental Africa and with the receeding of the montane forest habitat the Fernando Poo population became isolated long before Fernando Poo lost its connection with Africa, eventually resulting in the morphological distinct *C. feae*. The African population of the ancestral (sub-)montane species evolved into *C. montium*. Subsequent climatic and ensuing habitat changes made it possible for a limited number of lowland forest species to reach Fernando Poo just prior to island formation and led to isolation of populations of the ancestral (sub-)montane species on Mt Cameroon, Mt Kupe, Rumpi Mts and the Manengouba Mts. Whether or not these developments took place in one continuous process or not is hard to establish. Once isolated populations of *C. montium* on the continent might have been in contact again during eventual later pluvial periods. This may even have been the case with *C. cristatus* and *C. owenii* populations of Fernando Poo and the African continent. If these secondary contacts between

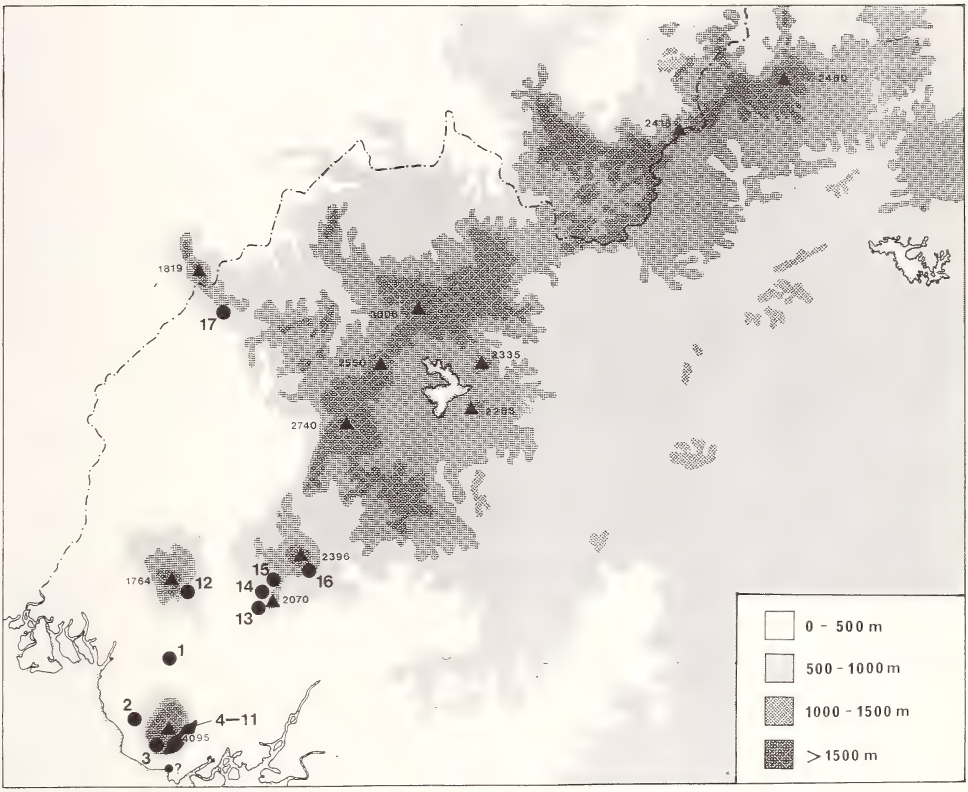


Fig. 4: Distribution of *C. montium* in Cameroon. Nos. 1—11 same as in Fig. 3. 12 — Dikume/Rumpi Hills, 13 — Bakossi, Nasuki/N of Tombel, 14 — Mt Kupe, 15 — Nyasoso/Mt Kupe, 16 — Nsoung/Manengouba Mts, 17 — Atolo/Mamfe District. For locality references see text.

populations occurred then any divergence due to isolation might have been reduced again by genetic interchange. The singularity of the montane *C. feae* of Fernando Poo, however, appears to indicate a more permanent isolation that was not influenced by eventual subsequent pluvial periods. In view of this and the morphological disparity between *C. feae* and *C. montium* we consider *C. feae* and *C. camerunensis* valid species.

Distribution: Apart from the type locality (Bojongo, Mt Cameroon) *C.montium* has been recorded from the following localities (Figs 3, 4): Cameroon: Bonge (Sjöstedt 1897) (= Mbonge at the Meme river, cf. Mertens 1938), Mapanja, Mt Cameroon (Sjöstedt 1897), north of Bonenza, 1100 m (Gartshore 1986), Barombi station (Werner, 1897), Victoria (= Limbe) (Tornier 1901), Moliko, Mt Cameroon (Mertens 1938), Buea, Mt Cameroon (Mertens 1938, Angel 1940), Klein Soppo, Mt Cameroon (Mertens 1938), Upper farm Buea, Mt Cameroon (Mertens 1938), Mosake, Ekona, Mt Cameroon (Mertens 1938), Mongonge, Mt Cameroon (Mertens 1938), Ndoungué, near Nkongsamba, Manengouba Mts (Monard, 1951), Nkongsamba (Perret & Mertens 1957, but see correction under 'specimens examined'), near Buea, 1100—1200 m (Eisentraut 1963, Joger 1982), Soppo, Mt Cameroon (Eisentraut 1963), Nyasoso, Mt Kupe, 900 m (Eisentraut 1963), Dikume, Rumpi Mts (Mertens 1968), Mt Kupe (Joger 1982), between Buea and Moyneo (MCZ 27118), Nasuki (= Nsouké, Mt Kupe) (FMNH 196242-44), Esosung, Mt Kupe, 1060 m (ZMH 3617.4/21), Atolo, Mamfe distr. (BM 1971-314-15).

Biotope: *C. montium* has a sub-montane distribution from approximately 500 to 1300 m altitude on various mountains in Cameroon, viz. Mt Cameroon, Mt Kupe, Rumpi Mts, Manengouba Mts, and Mamfe. The locality Victoria (= Limbe) (sea level) is probably false, although the species may occur in Victoria where it might have been introduced by man. *C. montium* occurs on forest edges, the shrubbery of an open landscape, in plantations and on hedges along roads and gardens close to and within human settlements, e. g. *Hibiscus* hedges in Buea.

Chamaeleo (Trioceros) pfefferi Tornier

Original description: Tornier, 1900. Zool. Anz. 23: 21, figs 1, 2.

Type specimen: Holotype (by monotype): ZMB 15050, ♂, HBL: 90 mm, TI: 93 mm.

Terra typica: Nyassosso auf dem Nkossogebirge (= Nyasoso, Mt Kupe), Cameroon; leg. M. Conradt.

Derivatio nominis: Named after Prof. Dr. G. Pfeffer, curator at the Hamburg Natural History Museum.

Subsequent studies: Werner (1902b: 401); Tornier (1902: 677); Monk (1903: 327); Nieden (1910b: 26, 28); Werner (1911b: 5, 36); Schmidt (1919: 570, 600); Pasqual (1937: 34); Monard (1951: 126); Perret (1957: 79, 88); Hillenius (1959: 77); Hillenius (1963: 207); Mertens (1966: 23, 1968: 72); Klaver (1977: 193, 1981: 40, figs 15, 16); Klaver & Böhme (1986: 59).

Specimens examined: The type specimen is the only specimen known.

Description: Head: Casque upper surface concave; parietal crest indicated; casque moderately elevated posteriorly and pointed; lateral crest with pointed tubercles; temporal crest absent, but behind the eye and adjacent to the lateral crest a triangular area with bony tubercles; a short gular crest of conical scales at the chin, the second, third and fourth cone elongate; the cathi rostrales meet above the snout and constitute a large saddle-shaped bony basis for two somewhat sideways extending protuberances, at the extremity of each a short annulated horn; the dorsal surface of the protuberances and the head covered with large flat tubercles intermixed with smaller somewhat conical scales; temporal area covered with large flat scales; on both sides of the throat just in front of the foreleg an elongate conical tubercle; behind the nostril a single pointed conical tubercle.

Body: Body scalation heterogenous, small granular scales intermixed with large flat round tubercles that are surrounded by smaller tubercles of similar shape; a number of these large tubercles form a row that begins behind the temporal region and continues over the upper flank; on the lateral surface of the legs a similar scalation as on the body; a crenulate dorsal and caudal keel present; on top of the neural spine projections three enlarged scales, the middle one the largest; the edge of the dorsal keel consists of a double row of scales; no ventral crest and midventral line.

Dimensions: TL larger than HBL, ZMB 15050, ♂, HBL/TL: 90/93. Tornier (1900) gave the dimensions 80/115.

Coloration: The general colour is green with brown-reddish dermal folds (Tornier 1900), probably taken from the preserved specimen.

Illustrations: The only illustration of *C. pfefferi* was published by Tornier (1900).

Lung morphology: The septation of the lungs consists of a diaphragm, two small dorsal septa and two large ventral septa; three diverticula are present, two of them terminally at the middle and posterior chamber respectively, the third diverticulum is attached to the middle chamber; a smooth muscle network covers the entire luminal surface of the lungs; a gular pouch is absent (Klaver 1981).

Status: As has been referred to in the section Historical review *C. pfefferi* is sympatric with *C. montium*, *C. q. quadricornis* and *C. cristatus* on Mt Kupe. *C. pfefferi* is only known from Nyasoso (900 m). *C. montium* has a submontane distribution and has been recorded from Nyasoso (Eisentraut 1963) and Esosung (1060 m, ZMH 3617-4/21). *C. q. quadricornis* has a montane distribution and has been recorded from Esosung as well. As far as the external morphology is concerned *C. pfefferi* has characters in common with *C. montium* and *C. quadricornis*. Casque form and the paired horns (but not the saddle-shaped base of the horns) remind us of *C. montium*, the gular crest and the body scalation remind us of *C. quadricornis*. *C. pfefferi* also possesses a conical tubercle behind the nostrils, just as do *C. montium*, *C. quadricornis*, *C. eisentrauti* and *C. wiedersheimi*. Since the description of *C. pfefferi* the type locality has been visited by collectors several times and chameleons were collected there repeatedly. However, no more specimens of *C. pfefferi* were found. In view of all this we like to put forward the hypothesis that *C. pfefferi* might be a hybrid between the two species that were repeatedly collected on Mt Kupe, viz. *C. montium* and *C. quadricornis*. This view more or less concords with the historical reconstruction of the developments in chameleon distribution (Böhme & Klaver 1981) as it is indeed hard to see how a third related (sub-)montane species could have been evolved on Mt Kupe. Incompatible with this hypothesis are the well developed testes that do not indicate interspecific sterility. Another possible explanation could be that the locality where *C. pfefferi* was said to have been captured is incorrect and that it originates from elsewhere, perhaps from the little visited Tchabal Mbabo, where a related chameleon may exist (Böhme & Klaver 1981, Böhme & Schneider 1987). However, as Conradt was a reliable collector this possiblity seems unlikely. As neither of the proposed explanations as to the scarcity of *C. pfefferi* can be ascertained we treat *C. pfefferi* still as a valid species.

Distribution: Only known from the type locality (Fig. 5). In an article on East African chameleons Monk (1903) erroneously lists *C. pfefferi* as a species with an East African distribution.

Chamaeleo (Trioceros) quadricornis Tornier

Original description: Tornier, 1899. Zool. Anz. 22: 259, fig. 2.

Key to the subspecies:

1. a. Dorsal surface of the casque with two large flat scales between irregular shaped scales, anterior lungchamber without a diverticulum .... *C. q. quadricornis*
   b. Dorsal surface of the casque with irregularly shaped scales of almost equal size, anterior lungchamber with a diverticulum .... *C. q. gracilior*

Chamaeleo (Trioceros) quadricornis quadricornis Tornier

Original description: See above.

Type specimens: Tornier (1899) based his description of *C. quadricornis* on two ♂ specimens without designating a holotype, consequently the two specimens are to be considered syntypes. One of the syntypes is in the Berlin museum (ZMB 14957), the other one, originally deposited in the Berlin museum as well, was transferred to the Senckenberg Museum in Frankfurt (SMF 43860). Mertens (1959) indicated the ZMB specimen as "der Typus" and the SMF specimen as "der Paratypus". Böhme & Klaver (1981) considered Mertens' indication incorrect and subsequently designated the ZMB specimen as lectotype. According to art. 74(a) of the ICZN, however, Mertens' (unintentional?) indication fulfils the requirements of a valid subsequent designation and consequently the designation of Böhme & Klaver (1981) has no standing. Lectotype (by subsequent designation, cf. Mertens, 1959): ZMB 14957, ♂, HBL: 148 mm, TL: 180 mm. Paralectotype: SMF 43860, ♂, HBL: 156 mm, TL: 210 mm.

Terra typica: Cameroon, subsequent restriction by Klaver (1981): Manengouba Mts, Cameroon; leg. Conrau, no date. Paratype of same locality and collector.

Derivatio nominis: The name derives from the four horns ♂ have on the tip of the snout.

Subsequent studies: Werner (1902b: 399, fig. C); Tornier (1902: 677); Monk (1903: 327); Nieden (1910b: 27); Werner (1911b: 36); Germerhausen (1913: 506, fig. 49); Schmidt (1919: 570, 600); Pasqual (1937: 34); Monard (1951: 126); Perret (1957: 79, 88, fig. 1a, 1959: 253); Hillenius (1959: 74, 77); Mertens (1959: 114, figs 1—3); Matthey & Brink (1960: 335); Hillenius (1963: 207, 208); Mertens (1966: 25, 1968: 69, 72, 73); Böhme (1975b: 125, figs 1, 2); Klaver (1977: 193, 1981: 40, 44, figs 17, 18); Böhme & Klaver (1981: 313, figs 2, 3, 8b); Böhme (1982: 354); Eisentraut (1982: 195, plate); Gartshore (1986: 237).

Specimens examined: Cameroon: ZMB 14957, Manengouba Mts, ♂, 148/180, lectotype, SMF 43860, Manengouba Mts, ♂, 156/210, paralectotype, SMF 58224, Nsoung, Manengouba Mts, ♂, 165/215, SMF 65000, near Lake Manengouba, ♂, 127/148, SMF 65001, near Lake Manengouba, ♂, 138/167, BM 1959.1.2.22, Nsoung, Manengouba Mts, ♂, 137/178, FMNH 195964, near Lake Manengouba, ♂, 140/177 MHNG 920.70, Nsoung, Manengouba Mts, ♀, 74/78, MHNG 965.53, Nsoung, Manengouba Mts, ♂, 137/165, MHNG 1011.20-25, Nsoung, Manengouba Mts: ♂, 143/187; ♂, 120/146; ♂, 122/156; ♂, 97/damaged; ♀, 108/130; ♀, 46/50. MHNG 1365.01-05, Nsoung, Manengouba Mts: ♂, 129/154; ♂, 103/120; ♀, 103/126; ♀, 108/110; ♀, 67/73; ♂, 118/160. ZFMK 5793-97, near Lake Manengouba: ♂, 145/196; ♂, 142/208; ♂, 155/186; ♀, 126/136; ♀, 133/158. ZMH-R 01235, Esosung, Mt Kupe, ♂, 168/206 (subspecific status of specimen uncertain, see Böhme & Klaver 1981; we include it here because Mt Kupe is adjacent to the Manengouba Mts).

Description: Head: Casque strongly elevated and pointed posteriorly, curving towards posterior at the extremity, casque elevation in ♀ less than in ♂; dorsal surface of the casque with two very large flat scales between regularly shaped scales in both sexes; no parietal crest but a groove instead; gular crest present, consisting of large, flat and pointed scales; canthi rostrales and orbital crests strongly tubercular; lateral crests less tubercular but distinct; temporal crest runs from behind the orbit almost parallel with the lateral crest which it joins with a sharp angle at approximately ¾ of the casque height; behind the eye a row of bony tubercles running from the corner of the mouth to the temporal crest; ♂ with four annulated horns on the snout, first two larger ones and above the base of these two smaller ones, in ♀ no horns but at the corresponding site enlarged tubercles; behind the nostril is a pointed conical tubercle.

Body: Body scalation heterogenous, i. e. small scales of irregular size intermixed with numerous larger and large flat round scales; dorsal and caudal keels present, caudal keel is high in comparison to the dorsal keel and has a crenulate margin in ♂, both keels in ♀ less pronounced, outer margin of dorsal keel with a double row of scales; ventral crest forming the continuation of the gular crest consists of pointed conical scales that decrease in size towards posterior; no white midventral line.

Dimensions: TL much larger than HBL in both sexes, maximal dimensions, ♂, HBL/TL: 165/215 (SMF 58224); ♀, HBL/TL: 133/158 (ZFMK 5797).

Coloration: Green to yellow-green with a long red-brown zone on the flanks from the shoulder to the hindleg, above this zone two white bands (Mertens 1959) or a large whitish area that covers most of the back and the dorsal keel (Eisentraut 1982) may be present. Mertens (1959) mentions a light blue and a yellowish colour from the dorsal and caudal keel respectively.

Illustrations: Colour photos of live ♂ specimens of *C. q. quadricornis* are only found in Mertens (1959) and Eisentraut (1982), whereas photos of ♀ specimens (alive or preserved) have never been published. A colour photo of a ♀ specimen in our possession shows it to be olive-green with lighter coloured larger tubercles on the head and body.

Karyology: 2n = 36, the genome consists of 12 meta- or submetacentric macrochromosomes and 24 microchromosomes (Matthey & Brink 1960).

Lung morphology: A smooth muscle network covers the entire luminal surface of the lungs; two large ventral septa differing condiderably in size subdivide the lumen into three successive chambers, the connection of the large posterior septum with the ventral wall of the lung lies very caudad, approximately at two- third of the length of the lung itself; two diverticula are present, one at the end of the middle chamber and one at the end of the posterior chamber;

a diaphragm and four small dorsal septa are present; a gular pouch is absent (Germerhausen 1913, Klaver 1981).

Variation: Böhme & Klaver (1981) summarized the information on *C. quadricornis* and found, like Mertens (1968) before them, that in several ♂ specimens the second pair of annulated horns were not well developed and replaced by enlarged tubercles, e. g. ZFMK 5795. On the other hand a single specimen from Mt Kupe (ZMH-R 01235) was not assigned to a particular subspecies because of the presence of a third pair of horns above the second pair. After closer examination we found in several specimens from the Manengouba Mts, e. g. SMF 58224 and 65001, a large scale above each second horn possessing an annulated structure (see also Mertens 1959, photo). Although these annulated scales are not as large as the horns of the third pair of the Mt Kupe specimen they suggest that the six-horned condition can be considered a further development of the annulated scales. This view is supported by the observation that the Mt Kupe specimen is one of the largest specimen known, which indicates that only in fullgrown or very large specimens the six-horned condition develops fully. In specimens of the subspecies *gracilior* a similar development of large tubercles next to the second pair of horns was observed (Böhme & Klaver 1981). So there appears to be ample variation in horn development within *C. quadricornis* from two to four to six horns. This led us to consider the third pair of horns in the Mt Kupe specimen an extreme example of this development. It remains to be seen, however, whether *C. quadricornis* from Mt Kupe belongs to the nominal subspecies or not, as its geographical isolation from the nominal population on the Manengouba Mts might have been at least as long as the isolation of the subspecies gracilior from the Bamenda plateau (Böhme & Klaver, 1981). Until more material from Mt Kupe has been studied, we provisionally consider the Mt Kupe specimen to belong to the nominal form.

Distribution: Apart from the type locality (Cameroon, restricted to Manengouba Mts, Klaver 1981) *C. q. quadricornis* has been recorded from the following localities (Fig. 2): "East Africa" (Monk 1903, ex errore), 30 km W. of Nkongsamba, Manengouba Mts (Perret 1957, 1959), Nsoung, Manengouba Mts, 1800 m (Mertens 1959), near Lake Manengouba, Manengouba Mts (Mertens 1968), Baffoussam (Klaver 1981; locality probably incorrect, Mahnert in litt. 25. V. 1979), Esosung, Mt Kupe, 1060 m (Böhme & Klaver 1981).

Biotope: *C. q. quadricornis* has a montane distribution in montane or cloud-forest areas at 1060 to 1800 m altitude on the Manengouba Mts and Mt Kupe.

Chamaeleo* (*Trioceros*) *quadricornis gracilior Böhme & Klaver

Original description: Böhme & Klaver, 1981. Amphibia-Reptilia 1: 317, figs 4, 5, 8a.

Type specimens: Holotype (by original designation): ZFMK 15291, ♂, HBL: 128 mm, TL: 159 mm. Paratypes: ZFMK 15292, ♂, HBL: 128 mm, TL: 150 mm; ZFMK 15293, ♂, HBL: 130 mm, TL: 158 mm; ZFMK 15294, ♂, HBKL: 110 mm, TL: 131 mm; ZFMK 15295 (later transferred to the Natural History Museum in Bulawayo, Zimbabwe), ♂, HBL: 97 mm, TL: 112 mm; ZFMK 15296, ♀, HBL: 115 mm, TL: 119 mm; ZFMK 15297, ♀, HBL: 110 mm, TL: 133 mm; ZFMK 15298, ♀, HBL: 93 mm, TL: 108 mm; ZFMK 15299, ♀, HBL: 68 mm, TL: 77 mm; ZFMK 5833, ♂, HBL: 148 mm, TL: 197 mm; MHNG 1365.09, ♂, HBL: 134 mm, TL: 182 mm; MHNG 1365.08, juv., HBL: 66 mm, TL: 79 mm; MHNG 1365.07, juv., HBL: 42 mm, TL: 55 mm.

Terra typica: Mount Lefo, Cameroon, 1800 m, leg. W. Böhme & W. Hartwig, 5—11. III. 1974; paratypes ZFMK 15292-99 and ZMB from the same locality, collectors and date as the holotype, ZFMK 5833 from Mt Oku (Oku See), leg. M. Eisentraut, 20—30. I. 1967 and MHNG 1365.07-09 from Bamboutos Mts, leg. J. L. Amiet, 29. I. 1971.

Derivatio nominis: The name *gracilior* is the comparative form of lat. gracilis = slender, it indicates that the subspecies is more slenderly built than the nominal form.

Subsequent studies: Included are also references to specimens of this taxon published prior to the description of the subspecies. Böhme (1975a: 32, 1975b: 125, figs 1, 2); Klaver (1981:

41, figs 19, 20); Böhme & Klaver (1981: 317, figs 4, 5, 8 a); Böhme & Bischoff (1984: 186); Gartshore (1986: 238); Klaver & Böhme (1986: 23).

Specimens examined: Cameroon: For a complete list of all known specimens from Cameroon see under Type specimens. Nigeria: UZM-R 51163, Obudu plateau, juv., 86/98 (Böhme & Klaver 1981 could not assign a particular subspecific status to this specimen; we provisionally include it here because its lung morphology is the same as in *gracilior*).

Description: Head: Casque strongly elevated and pointed posteriorly, curving towards posterior at the extremity, casque elevation in ♀ less than in ♂; dorsal surface of the casque with irregularly shaped scales of equal size; no parietal crest but a groove instead; gular crest consisting of elongate, laterally flattened pointed scales; canthi rostrales and orbital crests strongly tubercular; lateral crests less tubercular but distinct; temporal crests run almost parallel with the lateral crests, which they meet in a sharp angle at approximately 3/4 of the casque height; behind the eye a row of bony tubercles from the corner of the mouth to the temporal crest; ♂ with 4, sometimes 6, well developed annulated horns on the snout; ♀ without horns, but at the corresponding site enlarged bony tubercles; behind each nostril a pointed conical tubercle.

Body: Body scalation heterogenous, i. e. small scales of irregular size intermixed with numerous larger and large flat round scales; moderately developed and crenulate dorsal and caudal keels present in ♂; caudal keel, high in comparison to the dorsal keel, diminishes gradually in height; both keels less pronounced in ♀; outer margin of dorsal keel with a double row of scales; ventral crest consists of pointed conical scales that decrease in size towards posterior; no white midventral line.

Dimensions: TL larger than HBL in both sexes. Maximal dimensions: ♂, HBL/TL: 148/197 (ZFMK 5833); ♀, HBL/TL: 130/158 (ZFMK 15293).

Coloration: Green to yellow-green with bluish tones on the back of the head and on the larger scales on the body and legs; in ♂ a slightly darkened zone from shoulders to the hindlegs and above this large white spots (not so pronounced as in *C. q. quadricornis*); in ♀ clear white spots on the back and also a large white band on the belly and lower flank; claws bright red. Illustrations: Böhme & Klaver (1981) figured the preserved holotype of *C. q. gracilior.*

Hemipenis: Truncus with small shallow calyces, four denticulated rotula on the apex, two papillary fields next to the sulcal rotula, each field with up to 9 papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: A smooth muscle network covers the entire luminal surface of the lung, two large septa of almost the same size subdivide the lumen, the larger one connects the ventral wall of the lung at approximately halfway the length of the lung itself, four to five diverticula may be present, three of them are invariably at the end of the three chambers, most remarkable is the constant occurrence of a diverticulum at the end of the anterior chamber, the remaining diverticula are connected with either the middle and posterior chamber or only to the posterior chamber, a diaphragm and three to four small dorsal septa are present, a gular pouch is absent (Klaver 1981).

Distribution: Apart from the type locality (Mt Lefo, Cameroon) *C. q. gracilior* has been recorded from the following localities (Fig. 2): Cameroon: Bamboutos Mts, 2200 m (Böhme 1975 b), Foto, Dschang, Bamboutos Mts (Klaver 1981), Mt Oku, Mt Lefo (Böhme 1975 a). Nigeria: Obudu plateau (Böhme 1975 b).

Biotope: *C. quadricornis gracilior* is found in montane rainforest habitats from 1600 to 2200 m altitude in the Bamboutos Mts, Mt Lefo and Mt Oku in Cameroon and on the Obudu plateau, Nigeria.

Chamaeleo* (*Trioceros*) *wiedersheimi Nieden

Original description: Nieden, 1910 a. Archiv Naturgesch. 76: 239.

Key to the subspecies:

1. a. Dorsal surface of the casque flat; parietal crest consisting of keeled scales on posterior part of casque; gular crest prominent, consisting of large conical scales; tops of the dorsal crenulation with 2—4 enlarged scales ... *C. w. wiedersheimi*
   b. Dorsal surface of the casque convex; parietal crest indicated on anterior part of the casque; gular crest consisting of blunt conical scales; tops of the dorsal crenulation with 7—11 enlarged scales .... *C. w. perreti* ssp. n.

Chamaeleo* (*Trioceros*) *wiedersheimi wiedersheimi Nieden

Original description: See above.

Type specimens: Nieden (1910a) based his description of *C. wiedersheimi* on two specimens, viz. one male from Tsch'a (Bekom), Bamenda district, collected by Glauming and one female from the "Genderogebirge" (= Tchabal Mbabo), 1500 m alt., collected by Riggenbach. He neither designated a type nor mentioned any other specimens. The male specimen was deposited in the museum in Munich (ZSM 23/1925), the female specimen in the museum in Berlin (ZMB 21873). Barbour & Loveridge (1929) referred in their typelist of the MCZ to a specimen of *C. wiedersheimi* (coll. Riggenbach, Banjo Mts) that was obtained by exchange from the Berlin museum as "cotype". Likewise, Mertens (1940) referred to a specimen of *C. wiedersheimi* the Frankfurt museum obtained by exchange from the Berlin museum as "cotype". In his typelist of 1967, however, Mertens did not refer to this specimen. The specimens concerned may be part of a series of specimens that were collected by Riggenbach (the MCZ specimen) and originate from the Berlin museum, it cannot, however, be ascertained that they were part of the series of specimens on which Nieden (1910a) based his description, the more so as Nieden did not mention these specimens in his description. The same applies to five other specimens of *C. wiedersheimi* (coll. Riggenbach, Banjo Mts) that are present in the collection of the Berlin museum. Therefore, we consider the two specimens mentioned at the beginning of this section to constitute the type-series. We select the ZMB specimen as lectotype as Riggenbach deposited his material at the Berlin museum where Nieden studied it. Consequently the ZSM specimen becomes paralectotype.

Lectotype (by present designation): ZMB 21873, ♀, HBL 75 mm, TL 70 mm. Paralectotype: ZSM 23/1925, ♂, HBL 53 mm, TL 48 mm.

Terra typica: Genderogebirge (= Tchabal Mbabo), 1500 m, Cameroon, coll. Riggenbach. Paralectotype from Tsch'a (Bekom), Bamenda district, coll. Glauming. Gartshore (1986) mentioned Bekom in the Bamenda Highlands as type locality. At the time being the type locality included all the places of origin of the syntypes. With the present designation the type locality is restricted to that of the lectotype.

Derivatio nominis: Named after Robert Wiedersheim, professor of comparative anatomy at the University of Freiburg. For biographic notes see Gillispie (1970—80).

Synonymy: *Chamaeleon serratus* Mertens, 1922, Zool. Anz. 54: 191, fig. Terra typica: Südkamerun (Syn. fide Mertens 1940: 240). Mertens (1922) based his description of *C. serratus* on two male specimens, one of which he designated as "Typus", viz. "Mus. Stuttgart, nr. 4640 (♂)". According to Wermuth (in litt., 16. IV. 1979) both specimens are not present in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. They were probably lost when the museum was destroyed during Second World War. Although the locality of origin is South Cameroon *C. serratus* is considered synonymous to *C. w. wiedersheimi* because of the characteristics given in the original description. These characteristics conform those of the nominal form, in particular the small number of enlarged scales on top of the scolloped dorsal ridge.

Subsequent studies: Nieden (1910b: 28); Werner (1911b: 16); Germerhausen (1913: 520, fig. 67); Schmidt (1919: 600); Mertens (1922: 191, fig.); Barbour & Loveridge (1929: 240); Pasqual (1937: 34); Angel (1940: 393); Mertens (1940: 239); Monard (1951: 126); Hillenius (1959: 68); Matthey & Brink (1960: 335, figs 2, 3); Hillenius (1963: 207); Mertens (1966: 29); Dunger (1966: 45, fig., 1967: 65, fig.); Mertens (1968: 73, figs 3, 4, partim); Böhme (1975a: 31, 1975b: 125); Klaver (1977: 173, figs 19, 20); Hillenius (1978: 12); Durette-Desset & Vaucher (1979: 511, 513);

Klaver (1981: 43, partim); Böhme & Klaver (1981: 325); Joger (1982: 327); Gartshore (1986: 238, partim); Klaver & Böhme (1986: 24); Böhme & Schneider (1987: 254); Böhme & Nikolaus (1989: 28).

Specimens examined: Cameroon: BM 1967.109-110, Ndu estate, N. of Banso, Bamenda highlands, ♂, 79/76; juv. ♂, 58/46. BM 1968.80- 81, Ndu estate, ♂, 71/71; ♀, 74/52. BM 1968.451-52, Ndu estate, ♂, damaged; ♀, 74/60. BM 1969.1670, Ndu estate, ♀, 90/69. MHNG 964-37, Kishong, Bamenda, ♂, 70/62. MHNG 1010-49-51, Bangwa, East Bamiléké, ♂, 84/65; ♂, 80/67; juv. ♂, 51/39. MHNG 1365-10, Foumbam, Mt Nkogam, ♂, 70/66. MHNG 1365.19-31, Foto, Dschang, ♂, 75/64; juv. ♂, 52/48; juv. ♂, 38/29; juv. ♂, 44/35, juv. ♀, 57/43; ♀, damaged; juv. ♀ 49/41; juv ♀, 48/39; juv. ♀, 51/36; juv., 38/31; juv., 33/24; juv., 32/26; juv., 30/24. SMF 29256, between Kishong, Dschigaderi and Ngulu, Bamenda distr., ♀, 60/51. SMF 29251-53, Kishong, ♀, 81/65; ♂, 74/72; ♂, damaged. ZFMK 5798-5801, Oku See, Mt Oku, ♂, 83/72; ♂, 73/68; ♀, 80/59; ♀, 67/58. ZMFK 15283, Bambuki See, Mt Lefo, ♂, 73/71. ZMFK 41517-18, Akum, near Bamenda, ♀, 60/51; 38/31. ZFMK 46200, Bali, near Bamenda, ♀, 68/53. AFMK 15284, Dschang, ♀, 64/56. SFMK 18105-110, Bafout, Mezam, ♀, 88/78; ♀, 97/71; ♂, 83/75; ♂, 77/62; ♂, 80/73; ♀, 75/58. ZMB 21873, Genderogebirge, ♀, 75/70, lectotype. ZMB 21860, Bamenda, ♀, 68/61. ZMB 21857 (2 specimens), Banjogebirge, ♂, 78/69; ♀, 83/70 (Klaver 1981 erroneously coined the Tchabal Mbabo as locality of origin to these specimens). ZMB 21861 (2 specimens), Banjogebirge, ♂, 77/76; ♀, 78/73. ZMB 24909, Bamendo, ♂, 62/53. ZSM 23/1925, Tsch'a (Bekom), Bamenda, ♂, 53/48, paralectotype. ZSM 871/1920, S. Cameroon, ♂, 84/77.

Nigeria: AMNH 1010.37-39, N'guroje, Mambila plateau, ♂, 87/82; ♂, 83/75; ♀, 78/59. BM 1967.194, Nigeria, ♀, 77/62. BM 1966.262, N'guroje, Mambila plateau, ♂, 88/77. BM 1965.865, Maisamari village, Mambila plateau, ♂, 82/72. BM 1965.864, N'guroje village, ♀, 73/63. UZM-R 51.144-149 and 51.161-170, Obudu plateau, ♀, 85/70; ♂, 87/74; ♀, 75/82; ♀, 78/63; ♀, 73/60; juv. ♂, 60/56; ♀, 78/62; ♀, 79/65; ♀, 78/61; ♂, 71/70; ♂, 75/69; ♂, 72/63; ♀, 77/65; ♂, 86/81; ♂, 65/63. ZFMK 47941, Gangirwal, Gotel Mts, ♂, 90/96.

Description: Head: Dorsal surface of the casque flat and covered with relatively large scales, casque slightly elevated posteriorly, in ♂, somewhat more than in ♀, parietal crest indicated by a row of keeled scales at the posterior part of the casque, temporal and lateral crest present, temporal crest joins the lateral crest at a relatively posterior position where the casque curves gradually upwards, canthi rostrales descend steeply from the orbital crest towards the tip of the snout and meet giving rise to a prominent ridge and a groove above the upper lip, gular crest prominent and consisting of large conical tubercles, behind the nostrils one or several conical scales may be present.

Body: Body scalation heterogeneous with one to three longitudinal rows of enlarged flat tubercles on the flanks in ♂, in ♀ these tubercles are mostly smaller but more numerous, ♂ without membranous dorsal and caudal keel but anterior part of the dorsum with a crenulate outline, the tops of the crenulation supported by elongated neural spines, the dorsal anterior part of the tail is sometimes slightly crenulate, in ♀ crenulation much less prominent and mostly absent, the edge of the dorsal ridge consists of a double row of scales, the tops of the crenulation with groups of 2—4 enlarged scales, white midventral line present from throat to anus, sometimes continuing on the ventral side of the tail, the white midventral line extends over 2—3 parallel rows of scales.

Dimensions: TL generally smaller than HBL in both sexes. Maximal dimensions: ♂, HBL/TL: 87/82 (AMNH 1010.37); ♀, HBL/TL: 95/82 (UZM-R 51-146).

Coloration: Males bright yellowish-green with a yellow band from the underside of the head over the flanks to the groins, on the lower flanks an elongate whitish spot; body, tail and legs covered with numerous small brown-orange specks; enlarged flat tubercles on the flanks brown; midventral line white or yellow; patches of lightblue on the lower lip, gular crest and shoulder; vivid orange patches between the temporal and lateral crests and behind the eyes; eyelids with radial orange striation. Females green with white-green pattern; red-brown coloration on the skull, eyes, dorsum and enlarged flat tubercles on the flanks; midventral line white or yellow; gular crest blue (cf. Angel 1940, Dunger 1966, 1967).

Illustrations: Only three black and white photos of preserved specimens of *C. w. wiedersheimi* are known from literature (Dunger 1967, Mertens 1968).

Hemipenis: Truncus covered with large calyces that extend over the apex to end abruptly between the asulcal sickle-shaped rotulae, margins of the four rotulae finely serrated, medially between the sulcal rotulae is one central papillary field with nine papillae (Klaver & Böhme 1986).

Lung morphology: Except for the most posterior part of the lungs a smooth muscle network covers the luminal surface, two large ventral septa of almost equal size divide the lumen into three successive chambers, a third small ventral septum is present as well, four large diverticula are present, one at the end of each chamber, the fourth one is attached to the posterior chamber just in front of the small ventral septum, a diaphragm and three small dorsal septa are present as well, a gular pouch is absent (Germerhausen 1913, Klaver 197, 1981).

Biology: Females of *C. w. wiedersheimi* have been recorded to deposit 11 eggs in June (Dunger 1967).

Variation: Angel (1940) reported the occasional occurrence of one or two slightly enlarged conical scales on the rostral ridge in males from the Bamboutos Mts. Similar conical scales were observed in five specimens of *C. w. perreti* from the Manengouba Mts (MHNG 1365-12, 14-16, 19).

Distribution: Apart from the type locality (Genderogebirde = Tchabal Mbabo, 1500 m) *C. w. wiedersheimi* has been recorded from the following localities (Fig. 5): Cameroon: Tsch'a (Bekom), Bamenda distr., (Nieden 1910a), Banjo Mts (Barbour & Loveridge 1929), Djuttitsa, Bamboutos Mts, 2000 m (Angel 1940), Bamenda, Kishong, Bamenda distr., between Kishong, Dschigaderi and Ngulu (Mertens 1940), near Lake Oku, Mt Oku (Mertens 1968), Mt Lefo, Dschang, Bamboutos Mts (Böhme 1975a), Bafout, Bamboutos Mts (Böhme 1975a, Joger 1982), Foto, Dschang (Klaver 1981), Ndu estate, N. of Banso, Bamenda highlands, 7500 ft. (BM 1967.109- 110 a. o.), Foumbam, Mt Nkogam (MHNG 1365-10), Akum, near Bamenda (Böhme & Schneider 1987), Bali, near Bamenda (ZFMK 46200).

Nigeria: Nguroji, Mambila plateau, 5000—6000 ft., Maisamari, Mambila plateau, 5000—6000 ft. alt. (Dunger 1966), ? Nsukka (Dunger 1967), Obudu plateau, ca. 1670 m (Böhme 1975b), Gangirwal, 2300 m, Gotel Mts (Böhme & Nikolaus 1989).

Biotope: *C. w. wiedersheimi* has a montane distribution and occurs on trees and bushes in montane grassland from 1500—2200 m alt. in the Tchabal Mbabo, Mt Oku, Mt Lefo, Bamboutos Mts, Mt Nkogam, the Bamenda plateau, the Mambila plateau and the Obudu plateau.

Chamaeleo* (*Trioceros*) *wiedersheimi perreti ssp. n.

Diagnosis: This subspecies can be distinguished from the nominal form by the convex dorsal surface of the casque, a parietal crest indicated on the anterior part of the casque, a gular crest consisting of blunt conical scales and 7—11 enlarged scales on the top of the dorsal crenulation.

Type specimens: Holotype: MHNG 1010-52, ♂, HBL 80 mm, TL 68 mm, coll. J. L. Perret. Paratypes: MHNG 920-68 & 69, 964-38 & 39, 965-54, 1010-53, 1365-11, 1365-12-18, SMF 64995-97 and ZFMK 5802-3.

Terra typica: Nsoung, Manengouba Mts, Cameroon.

Derivatio nominis: Named after Dr. J. L. Perret, curator of the Muséum d'Histoire naturelle in Genève, who collected much of the material of this new subspecies. He also pointed out the distinct characters of this form, but kindly left the description to us.

Previous studies: Perret (1957: 82, 86, figs 1, 2, 1959: 253); Mertens (1968: 73, partim); Klaver (1981: 43, partim); Eisentraut (1982: 195); Gartshore (1986: 238, partim).

Specimens examined: Cameroon: MHNG 920-68 & 69, Nsoung, Manengouba Mts, coll. J. L. Perret, 1956, ♂, 78/70; ♀, 72/51 (mistaken as females of *quadricornis* by Perret 1957).

MHNG 964-38 & 39, 965-54 and 1010-52 & 53, Nsoung, Manengouba Mts, coll. J. L. Perret, 1957, ♂, 74/62; juv., 46/42; ♂, 80/71; ♂, 80/63; ♂, 71/73. MHNG 1365-12-16, Nsoung, Manengouba Mts, coll. J. L. Perret, 1973, ♂, 74/66; ♂, 79/65; ♂, 72/62; ♂, 72/58; ♂, 65/57. MHNG 1365-17 & 18, Nsoung, Manengouba Mts, coll. J. L. Amiet, 1971, ♀, damaged; ♀, 84/63. MHNG 1365-11, Mwadong, Manengouba Mts, coll. J. L. Amiet, 1971, ♂, 71/71. SMF 64995-97, Manengouba Mts, coll. M. Eisentraut, 1966/67, ♂, 84/73; ♂, 82/70; ♂, 86/88. ZFMK 5802-3, Manengouba Mts, 1800 m alt., coll. M. Eisentraut, 1966/67, ♂, 73/66; ♂, 63/61.

Description: Head: Dorsal surface of the casque not flat but convex, casque moderately elevated posteriorly slightly more so in ♂ than in ♀, parietal crest little developed and only present on the anterior upper surface of the casque, lateral and temporal crest present, they meet relatively posteriorly, posterior part of the casque curves upwards, canthi rostralis descent steeply from the orbital crests towards the snout and meet above the tip of the snout, forming a prominent ridge and a groove above the upper lip, scales of the gular crest short and blunt, behind the nostrils one or several conical scales.

Body: Body scalation heterogeneous with one and sometimes two little developed longitudinal rows of enlarged flat scales on the flanks, ♂ with a moderately developed dorsal crenulation at the anterior part of the back, caudal crenulation indicated, in ♀ this crenulation is less prominent or absent, the edge of the dorsum consists of a double row of scales, the tops of the crenulation (above the elongated neural spines) with groups of 7 to 11 slightly enlarged scales, white midventral line very conspicuous from throat to anus and extending on 3 to 5 parallel rows of scales.

Dimensions: TL generally shorter that HBL in both sexes. Maximal dimensions: ♂, HBL/TL: 86/88 (SMF 64997); ♀, HBL/TL: 84/62 (MHNG 1365-18).

Coloration: Male green with dark green longitudinal band on the flanks from the shoulder to the groin; a whitish streak above the shoulder; midventral line white; a dark yellow band bordered by dark brown stripes runs from behind the eye to the shoulder; eyes with a radial striation of brown, white and blue; temporal crest vivid blue. Coloration of the female unknown.

Illustrations: Perret (1957) gave illustrations of preserved specimens of *C. w. perreti*. The only colour photo available is reproduced on plate 1.

Lung morphology: The lungs of *C. w. perreti* are similar to those of *C. w. wiedersheimi* (Klaver 1981).

Parasitology: Durette-Desset & Vaucher (1979) described a new species of parasitic nematode from the intestines of *C. w. perreti* (from Nsoung), viz. *Oswaldocruzia gassmannae*.

Variation: See *C. w. wiedersheimi* under the same subheading.

Distribution: Apart from the type locality (Nsoung, Manengouba Mts) *C. w. perreti* has been recorded from the following localities (Fig. 5): 30 km W. of Nkongsamba, Manengouba Mts (Perret 1957, 1959) near Lake Manengouba (Mertens 1968), Mwandong, Manengouba Mts (MHNG 1365-11). Klaver (1981) erroneously recorded *C. wiedersheimi* from the neighbouring Mt Kupe. However, the specimen involved (MHNG 1365-10) originates from Foumbam, Mt Nkogam and belongs to subspecies *wiedersheimi*.

Biotope: *C. wiedersheimi perreti* has a montane distribution occurring from 1300 to 1800 m in humid cloud or montane rainforest areas in the Manengouba Mts.

Acknowledgements

We like to thank the following colleagues who made this study possible by the generous loan of material from the collections under their custody: E. R. Brygoo (MHNP), L. Capocaccia (MCSN), R. C. Drewes (CAS), U. F. Gruber (ZSM), W. R. Heyer (USNM), D. Hillenius† (ZMA), M. Hoogmoed (RMNH), K. Klemmer (SMF), A. G. Kluge (MZM), H. W. Koepcke (ZMH), H. Marx (FMNH), C. J. McCoy (CM), J. L. Perret (MHNG), G. Peters (ZMB), J.

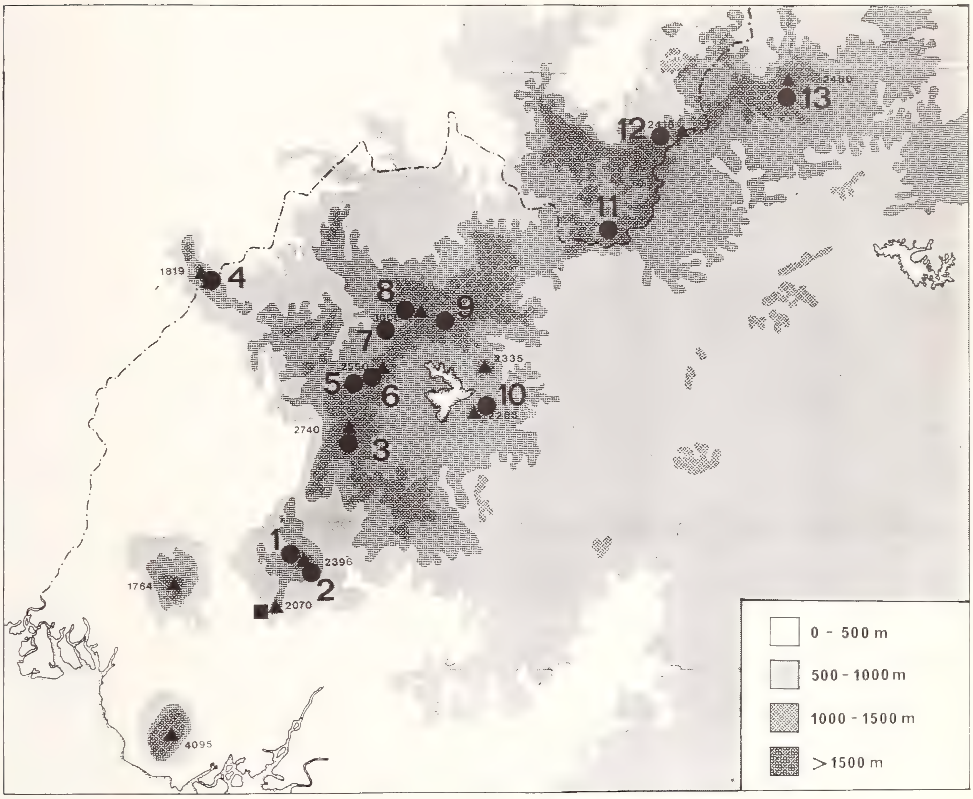


Fig. 5: Distribution of *C. pfefferi* (square, only specimen known from Mt Kupe) and of *C. wiedersheimi* (●) in Cameroon and Nigeria. 1 — Mwandong and Lake Manengouba, 2 — Nsoung = 30 km W of Nkongsamba/Manengouba Mts, 3 — Djuttitsa and Foto, Dschang/Bambouto Mts, 4 — Obudu Plateau, 5 — Tscha Bekom, Kishong etc. near Bamenda, 6 — Lake Bambului/Mt Lefo, 7 — Bafout, 8 — Lake Oku, 9 — Ndu Estate N of Banso = Kumbo, 10 — Foumban/Mt Nkogam, 11 — Nguroji and Maisamari/Mambila Mts, 12 — Gangirwal/Gotel Mts, 13 — Gendero or Banyo Mts = Tchabal Mbabo. For locality references see text.

B. Rasmussen (UZM), A. F. Stimson (BM), T. M. Uzzell (ANSP), E. E. Williams (MCZ) and R. G. Zweifel (AMNH). We also gratefully acknowledge M. Eisentraut (ZFMK), H. Dischner† (ZFMK), J. L. Perret (MHNG), E. Schmitz (ZFMK), J. Steinfurth (Köln) and E. Wallikewitz (Brühl) for supplying us with photo material; Ms. U. Bott (ZMFK) for preparing the maps and Mrs. M. C. A. Oostinga-de Haan, Ms. A. M. Gerretsen and Mrs. W. van der Berg for typing the text.

Zusammenfassung

Eine Revision der *Chamaeleo cristatus*-Gruppe innerhalb der Untergattung *Trioceros* von *Chamaeleo* (sensu Klaver & Böhme 1986). Sie umfaßt alle verfügbaren Informationen (Typen, Morphologie, Ikonographie, Anatomie, Taxonomie, Verbreitung, Ökologie einschl. Parasiten) über die Arten *camerunensis*, *cristatus*, *eisentrauti*, *feae*, *montium*, *pfefferi*, *quadricornis* und *wiedersheimi*. Von letzterer wird eine neue Unterart, *C. w. perreti*, beschrieben. Eine möglichst vollständige Bibliographie wird gegeben.

Literature

Aellen, V. (1952): Les caméléons du Musée d'Histoire naturelle. — Bibliotèques Mus. Neuchatel 1952: 55—63.

Angel, F. (1940): Reptiles et Amphibiens recueillis au Cameroun par la mission P. Lepesme, R. Paulian et A. V. Villiers. — Bull. Mus. Hist. nat. Paris, ser. 2, 12: 390—399.

Barbour, T. & A. Loveridge (1929): Typical reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. — Bull. Mus. comp. Zool. 69: 205—360.

Bocage, J. V. Barbosa du (1872): Diagnoses de quelques espèces nouvelles de reptiles d'Afrique occidentale. — J. Sci. math. phys. nat. Lisboa 4: 72—82.

Bocage, J. V. Barbosa du (1903): Contribution à la faune des quatre îles du Golfe de Guinée. — J. Sci. math. phys. nat. Lisboa 7: 25—59.

Böhme, W. (1974): Die Typusexemplare der herpetologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig, Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 25: 165—176.

Böhme, W. (1975a): Zur Herpetofaunitik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2—48.

Böhme, W. (1975b): A montane chameleon new to Nigeria. — Niger. Fld. 40: 125—139.

Böhme, W. (1977): Martin Eisentraut 75 Jahre. — Salamandra 13: 57—59.

Böhme, W. (1982): Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut. — Bonn. zool. Beitr. 33: 113—117.

Böhme, W. (1982): Ein neues Chamäleon aus Tanzania mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria). — Bonn. zool. Beitr. 33: 349—361.

Böhme, W. (1987): Seltene Reptilien aus dem Uzungwe-Gebirge, Süd-Tanzania. — Herpetofauna 9: 27—34.

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammegeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. 27: 1—176.

Böhme, W. & W. Bischoff (1984): Amphibien und Reptilien. In: Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. G. Rheinwald ed. — Bonn. zool. Monogr. 19: 151—213.

Böhme, W. & Ch. Klaver (1981): Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier 1899 (Sauria: Chamaeleonidae). — Amphibia—Reptilia 1: 313—328.

Böhme, W. & G. Nikolaus (1989): Herpetological specimens from the Gotel Mountains and the Mambilla plateau, Nigeria. — Tauraco Research Report 1: 28—30.

Böhme, W. & B. Schneider (1987): Zur Herpetofaunistik Kameruns (III) mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 241—263.

Boettger, O. (1889): Herpetologischen Miscellen. — Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1889: 267—316.

Boettger, O. (1893): Katalog der Reptilien-Sammlung im Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. Teil 1 (Rhynchocephala, Schildkröten, Krokodile, Eidechsen, Chamäleons).

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History) 3: 437—476.

Boulenger, G. A. (1900): A list of the Batrachians and Reptiles of the Gaboon (French Congo), with description of new genera and species. — Proc. zool. Soc. London 1900: 433—456.

Boulenger, G. A. (1905): Reptiles de la Guinée espagnole. — Mem. Real. Soc. esp. hist. nat. Madrid 1: 183—186.

Boulenger, G. A. (1906): Report on the reptiles collected by the late L. Fea in West Africa. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 2: 196—216.

Buchholz, R. (1874a): Bemerkungen über die im Cameroongebiet vorkommenden Arten von Chamaeleonen. — Mber. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 77—89.

Buchholz, R. (1874b): Über den Farbenwechsel der Chamaeleonen. — Mber. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1875: 298—301.

Capocaccia, L. (1961): Catalogo dei tipi di reptili del Museo civico di Storia naturale di Genova. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 72: 86—111.

Case, E. C. (1909): The dorsal spines of *Chameleo cristatus* Stuch. — Science 29: 979.

De Witte, G. F. (1967): Contributions à la faune du Congo (Brazzaville). Mission A. Villiers et A. Descarpentries XLIX. Reptiles Lacertiliens. — Bull. Inst. fr. Afr. noire, Dakar 29, ser. A: 375—382.

Dischner, H. (1958): Zur Wirkungsweise der Zunge beim Chamäleon. — Natur und Volk 88: 320—324.

Duméril, A. (1852): Description des reptiles nouveaux ou imparfaitement connus de la collection du Museum d'Histoire naturelle et remarques sur la classification et les caractères des reptiles. — Arch. Mus. Hist. nat. Paris 6, 7: 454.

Duncan, F. M. (1937): On the dates of publication of the Society's 'Proceedings', 1859—1926. — Proc. zool. Soc. London 107: 71—84.

Dunger, G. T. (1966): Mythical Nigerian reptiles. — Niger. Fld. 31: 45—46.

Dunger, G. T. (1967): The lizards and snakes of Nigeria. I. The chameleons of Nigeria. — Niger. Fld. 32: 53—74.

Durette-Desset, M. C. & C. Vaucher (1979): Etude d'une collection de nématodes parasites d'amphibiens et de reptiles du Cameroun. I. Trichostrongyloidea (Nematoda). — Revue suisse Zool. 86: 509—525.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey Verlag, Hamburg.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Po und Westkamerun. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428.

Eisentraut, M. (1982): Im Schatten des Mongo-ma-loba. — Verlag Bernd Busse, Bonn.

Fea, L. (1898—1899): Dalle Isole del Capo Verde: lettere. — Boll. Soc. Geogr. ital. Roma 35: 358—368, 537—552; 36: 7—26, 163—175, 302—312.

Fea, L. (1900): Dalla Guinea portoghese: lettere. — Boll. Soc. Geogr. ital. Roma 37: 436—457.

Fea, L. (1902): San Thomé: ricordi e impressioni. — Boll. Soc. Geogr. ital. Roma, 39: 40—59.

Fischthal, J. H. (1976): Some genetic Trematodes of lizards from Cameroon, Togo and Zaire. — Rev. zool. bot. Afr. 90: 640—648.

Gartshore, M. E. (1986): The status of the montane herpetofauna of the Cameroon highlands. — In: Conservation of Cameroon montane forests. eds.: S. N. Stuart, Chameleon Press Ltd. London: 204—240.

Germerhausen, G. (1913): Anatomische Untersuchungen über den Kehlkopf der Chamaeleonen. — Sber. Ges. naturf. Fr. 1913: 462—535.

Gestro, R. (1904): Leonardo Fea ed i suoi vioggi. Cenni biografi ci. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 41: 95—152.

Gillispie, C. C. (1970—80): Dictionary of scientific biography. Vol. 1—16. — Scribner, New York.

Gray, J. E. (1845): Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. — Newman, London.

Gray, J. E. (1865): Revision of the genera and species of Chamaeleonidae with the description of some new species. — Proc. zool. Soc. London 1864: 465—479.

Günther, A. (1874): Descriptions of some new or imperfectly known species of reptiles from the Cameroon Mountains. — Proc. zool. Soc. London 1874: 441—445.

Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768. — Beaufortia 8 (89): 1—92.

Hillenius, D. (1963): Comparative cytology: aid and new complications in chameleon taxonomy. — Beaufortia 9 (108): 201—218.

Hillenius, D. (1978): A new chameleon from the Miocene of Fort Ternan, Kenya (Chamaeleonidae, Reptilia). — Beaufortia 28 (343): 9—15.

International Code of Zoological Nomenclature (1985), 3rd ed.

Joger, U. (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns. II. — Bonn. zool. Beitr. 33: 313—342.

Klaver, Ch. (1973): Lung-anatomy: aid in Chameleon-taxonomy. — Beaufortia 20 (269): 155—177.

Klaver, Ch. (1977): Comparative lung-morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. — Beaufortia 25 (327): 167—199.

Klaver, Ch. (1979): A review of *Brookesia* systematics with special reference to lung-morphology (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae). — Bonn. zool. Beitr. 30: 165—175.

Klaver, Ch. (1981): Lungmorphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing on phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 19: 36—58.

Klaver, Ch. & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — Bonn. zool. Monogr. 22: 1—64.

Klee, O. (1971): Aquarianer-Safari in Kamerun. — Aquarien Mag. 1971: 491—495.

Klingelhöffer, W. (1957): Terrarienkunde III. Echsen. — Kerner Verlag, Stuttgart.

Knoepffler, L. Ph. (1967): Redecouverte de *Chamaeleo chapini* De Witte. — Biol. Gabon. 3: 245—247.

Knoepffler, L. Ph. (1974): Faune du Gabon (Amphibiens et Reptiles). II — Crocodiles, cheloniens et sauriens de l'Ogoone-Ivindo et du Woleu N'tem. — Vie Milieu 24 C: 111—128.

Lampe, E. (1911): Erster Nachtrag zum Katalog der Reptilien- und Amphibien-Sammlung des naturhistorischen Museums der Stadt Wiesbaden. — Jb. nassau. Ver. Naturk. 64: 137—236.

Loveridge, A. (1936): African reptiles and amphibians in the Field Museum of Natural History. — Publ. Field Mus. nat. Hist., zool. ser. 23: 1—111.

Loveridge, A. (1937): Zoological results of the George Vanderbilt African expedition of 1934. VII. Reptiles and amphibians. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 89: 265—296.

Loveridge, A. (1957): Checklist of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda, Kenya, Tanganyika, Zanzibar). — Bull. Mus. comp. Zool. 117: 153—362.

Martin, W. (1938): On some species of Chameleon from Fernando Po. — Proc. zool. Soc. London 6: 63—65.

Matschie, P. (1892): Über eine kleine Sammlung von Säugethieren und Reptilien, welche Herr L. Conradt aus Usambara (Deutsch-Ostafrika) heimgebracht hat. — Sber. Ges. naturf. Fr. 1892: 101—110.

Matthey, R. (1957): Cytologie comparée et taxonomie des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia). — Revue suisse Zool. 64: 709—732.

Matthey, R. & J. van Brink (1960): Nouvelle contributions à la cytologie comparée des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia). — Bull. Soc. vaud. Sci. nat. Lausanne 67: 333—348.

Meier, M. (1979): Eine ehrliche Haut. — Geo 1979: 32—48.

Mertens, R. (1922): Ein neues Chamäleon aus Kamerun. — Zool. Anz. 54: 191—193.

Mertens, R. (1938): Herpetologische Ergebnisse einer Reise nach Kamerun. — Abh. Senckenb. naturf. Ges. 442: 1—52.

Mertens, R. (1940): Zur Herpetologie Kameruns und Deutsch- Ostafrikas. — Zool. Anz. 131: 239—250.

Mertens, R. (1941): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Fernando Poo. III. Beitrag zu den wissenschaftlichen Ergebnissen der Forschungsreise H. Eidmann nach Spanish-Guinea 1939/40. — Zool. Anz. 135: 275—281.

Mertens, R. (1955): Amphibien und Reptilien aus Ostafrika. — Jb. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 110: 47—61.

Mertens, R. (1959): Über das Vierhorn-Chamäleon, *Chamaeleo quadricornis*. — Natur und Volk 89: 114—118.

Mertens, R. (1964): Der Reptilien von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 15: 211—238.

Mertens, R. (1966): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Chamaeleonidae. — Das Tierreich, Berlin 83: 1—37.

Mertens, R. (1967): Die herpetologische Sektion des Natur-Museums und Forschungs-Instituts Senckenberg in Frankfurt a. M. nebst einem Verzeichnis ihrer Typen. — Senckenb. biol. 48: 1—106.

Mertens, R. (1968): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 19: 69—84.

Mertens, R. (1970): Über die Lebensdauer einiger Amphibien und Reptilien in Gefangenschaft. — Zool. Garten 39: 193—209.

Mocquard, M. (1896): Sur une collection de reptiles recueillis par M. Haug, à Lambaréné. — Bull. Soc. Philom. Paris 9: 5—20.

Monard, A. (1951): Résultats de la mission zoologique suisse au Cameroun. Reptiles. — Mém. Inst. fr. Afr. noire Dakar, ser. sci. 1: 123—170.

Monk, J. L. (1903): Remarks on some East-African chameleons. — Zoologist, London, ser. 4, 7: 320—327.

Müller, F. (1885): Zweiter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. — Verh. naturf. Ges. Basel 7: 166—174.

Müller, L. (1909): Vorläufige Mitteilung über ein neues Chamäleon und einen neuen Gecko aus Kamerun. — Jb. nassau. Ver. Naturk., Wiesbaden 62: 111—115.

Müller, L. (1910): Beiträge zur Herpetologie Kameruns. — Abh. bayer. Akad. Wiss. 24: 544—626.

Nieden, F. (1910a): Neue Reptilien und Amphibien aus Kamerun. — Arch. Naturgesch. 1: 234—246.

Nieden, F. (1910b): Die Reptilien (ausser den Schlangen) und Amphibien. — In: Die Fauna der deutschen Kolonie. I. Kamerun. II: 1—74.

Oates, J. (1965): Expedition to Fernando Po. — Animals, London 7: 86—91.

Oeser, R. (1961): Chamaeleonpflege. I. — DATZ 14: 53—56.

Pasqual, J. H. (1937): The chameleons of Nigeria. — Niger. Fld. 6: 32—34.

Perret, J. L. (1957): Découverte de la femelle de *Chamaeleo quadricornis* Tornier et note sur les caméléons du Cameroun. — Revue suisse Zool. 64: 79—89.

Perret, J. L. (1959): Etudes herpétologiques africaines. — Bull. Soc. Sci. nat. Neuchâtel 82: 247—353.

Perret, J. L. & R. Mertens (1957): Etude d'une collection herpétologique faite au Cameroun de 1952 à 1955. — Bull. Inst. fr. Afr. noire, Dakar, 19, ser. A: 548—601.

Peters, W. (1876): Über die von Herrn Professor Dr. R. Buchholz in Westafrika gesammelten Amphibien. — Mber. K. preuss. Akad. Wiss. 1876: 196—211.

Rasheed, S. (1965): Some parasitic nematodes from the Cameroons (West Africa). — J. Helminth. 39: 67—100.

Reichenow, A. (1874): Eine Sammlung Lurche und Kriechtiere von Westafrika. — Arch. Naturgesch. 40: 287—298.

Rieppel, O. (1987): The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis. — Zool. J. Linn. Soc. 89: 41—62.

Romer, J. D. (1953a): Introducing some common Nigerian reptiles. — Niger. Fld. 18: 70—75.

Romer, J. D. (1953b): Reptiles and amphibians in the Port Harcourt area of Nigeria. — Copeia 1952: 121—123.

Schmidt, K. P. (1919): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909—1915. I. Turtles, Crocodiles, Lizards and Chameleons. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 39: 385—624.

Smith, J. A. (1865): Notes on two specimens of the *Chameleo cristatus* (Stuch), the fringed or crested chameleon, from Old Calabar. — Proc. Royal Phys. Soc. Edinburgh 3: 228—230.

Sternfeld, R. (1917): Reptilia und Amphibia. — In: Ergebnisse der zweiten deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911. I., 11: 407—509.

Stutchbury, S. (1837): Description of a new species of the genus *Chameleon*. — Trans. Linn. Soc. London 17: 361—362.

Tornier, G. (1899): Drei Reptilien aus Afrika. — Zool. Anz. 22: 258—261.

Tornier, G. (1900): Beschreibung eines neuen Chamaeleons. — Zool. Anz. 23: 21—23.

Tornier, G. (1901): Die Reptilien und Amphibien der deutschen Tiefseeexpedition 1898/99. — Zool. Anz. 24: 61—66.

Tornier, G. (1902): Die Crocodile, Schildkröten und Eidechsen in Kamerun. — Zool. Jb. Syst. 15: 663—677.

Werner, F. (1897): Über Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis aus dem kgl. Museum für Naturkunde in Berlin. I. — Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien 47: 395—408.

Werner, F. (1898): Über Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Tunis aus dem kgl. Museum für Naturkunde in Berlin. II. — Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien 48: 191—213.

Werner, F. (1899): Über Reptilien und Batrachier aus Togoland, Kamerun und Deutsch-Neu-Guinea, grösstentheils aus dem k. Museum für Naturkunde in Berlin. — Verh. k. k. zool. bot. Ges., Wien, 49: 132—157.

Werner, F. (1902a): Zur Kenntnis des Skeletes von *Rhampholeon spectrum*. — Arb. zool. Inst. Wien 14: 241—258.

Werner, F. (1902b): Prodromus einer Monographie der Chamäleonten. — Zool. Jb. Syst. 15: 295—460.

Werner, F. (1911a): Beiträge zur Anatomie einiger seltenerer Reptilien mit besonderer Berücksichtigung der Atmungsorgane. — Arb. zool. Inst. Wien 19: 373—424.

Werner, F. (1911b): Chamaeleontidae. — Das Tierreich, Berlin 27: 1—52.

Drs. Charles Klaver, Bibliotheek der Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 559, NL-9700 AN Groningen, Nederland. — Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D(W)-5300 Bonn 1, BR Deutschland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 477—479	Bonn, Oktober 1992

Bemerkungen zu den Blindwühlen der Gattung *Schistometopum* von Sao Tomé (Gymnophiona, Caeciliidae)

Jan Haft

Abstract. Notes on the Caecilians of the Genus *Schistometopum* from Sao Tomé (Gymnophiona, Caeciliidae). — Two Caecilian species have been described as living on the Island of Sao Tomé. They are classified according to different colours and morphological patterns. During two journeys to Sao Tomé in 1989 and 1991, the author discovered them living under the same ecological conditions. The question whether or not two different species of the Genus *Schistometopum* exist on Sao Tomé is discussed.

Key words. Amphibia, Gymnophiona, *Schistometopum*, Sao Tomé.

Einleitung

Von der Guinea-Insel Sao Tomé sind zwei Blindwühlenarten beschrieben worden. Es sind dies *Schistometopum ephele* Taylor, 1964, die als endemisch für die Insel gilt, und *Schistometopum thomense* Bocage, 1873, die auch für die beiden zum Hoheitsgebiet der Demokratischen Republik Sao Tomé und Principe gehörenden Inseln Rolas und Principe belegt ist (Angel 1920, Bocage 1873, Greef 1884a, b, Schätti & Loumont in Druck).

Zur Unterscheidung von *Schistometopum thomense* wird der kleinere, spitzere Kopf sowie die unregelmäßige braune Fleckung bei *Schistometopum ephele* herangezogen.

Auf zwei Reisen nach Sao Tomé, im Sommer 1989 und Frühjahr 1991, konnte ich zahlreiche Blindwühlen beobachten und sammeln.

Habitat

Die leuchtend gelb-orange gefärbten Gymnophionen bewohnen Sao Tomé bis in Höhen von ca. 800 m. Im Kulturland, Sekundär- und Primärwald sind sie dort, wo der Boden lehmig und verrottendes Pflanzenmaterial vorhanden ist, meist ausgesprochen häufig. Nach starken Regenfällen und regnerischen Nächten verlassen die Tiere zuweilen den Boden. Nicht selten konnte *Schistometopum* in Kakaoschotenhaufen in extensiv bewirtschafteten Plantagen sowie in morschen Baumstümpfen gefunden werden. Auf einem frisch umgegrabenen, ca. 2 ha großen Acker bei Trinidade fanden sich 1989 über ein Dutzend Tiere auf dem Boden liegend. Im Savannengebiet im Nordwesten Sao Tomés, wo die Niederschläge bis auf 600 mm sinken, konnte *Schistometopum* nicht gefunden werden.

Einen Unterschied in der Habitatpräferenz zwischen *Schistometopum ephele* und *S. thomense* konnte ich nicht feststellen. Gefleckte und ungefleckte Blindwühlen waren im selben Biotop und z. T. im selben Baumstumpf zu finden. Gefleckte Exemplare waren seltener anzutreffen als einfarbige. Die Fleckung war meist recht unscheinbar und konnte oft erst bei näherer Untersuchung erkannt werden.

Tabelle 1: Blindwühlenfundorte auf Sao Tomé mit mehr als einem Nachweis.

Fundort		gesammelte *Schistometopum* mit Fleckung	gesammelte *Schistometopum* ohne Fleckung
Umgebung Sao Tomé-Stadt	0—100 m ü. NN	+	+
Trinidade	ca. 200 m ü. NN	+	+
Generosa	ca. 300 m ü. NN	—	+
Cascata	ca. 600 m ü. NN	+	+
Sao Nicolao	ca. 800 m ü. NN	—	+

+ = Nachweis, — = kein Nachweis

Tabelle 2: Morphologische Variation dreier *Schistometopum thomense* von Sao Tomé aus der Zoologischen Staatssammlung München.

Sammlungs-Nr.	Körperlänge (cm)	Anzahl Körperfurchen
135a	20	132
135b	23	134
135c	26	120

Diskussion

Auf die beträchtliche intraspezifische Variation, die Morphologie der Gymnophionen betreffend, weist Wake (1975, 1976) hin. Manche Amphibien wachsen ihr Leben lang und verändern ihre äußeren Proportionen in Abhängigkeit von Umweltfaktoren, Ernährungszustand etc.

Drei (ungefleckte) Tiere von 1989 aus der Herpetologischen Sammlung der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM 135/1991a, b, c) weisen z. B. unterschiedliche Furchenzahlen auf (siehe Tab. 2).

Gefleckte Tiere, die zu *Schistometopum ephele* gerechnet werden, fand ich unter gleichen ökologischen Bedingungen wie ungefleckte *Schistometopum thomense*. Zudem scheint die blasse bräunliche Fleckenzeichnung sehr variabel zu sein. Biochemische Untersuchungen zur Systematik der Gymnophionen von Sao Tomé sind allerdings noch nicht durchgeführt worden.

Möglicherweise verbirgt sich unter den beiden *Schistometopum*-Taxa nur eine einzige Tierart, wobei dann *Schistometopum ephele* in die Synonymie von *Schistometopum thomense* zu verweisen wäre.

Literatur

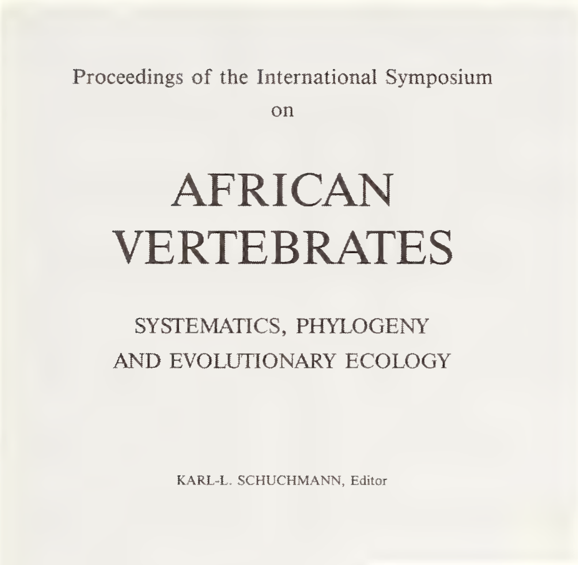
Angel, F. (1920): Sur une collection de reptiles et de batraciens de l'ile de San Thomé et de l'ile du Prince et description d'une espèce nouvelle du genre *Typhlops*. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 26: 197—199, 3 figs.

Bocage, J. V. Barboza du (1873): Mélanges herpétologiques. 2. Sur quelques reptiles et batraciens nouveaux, rares ou peu connus d'Afrique occidentale. — J. Acad. Sci. math. phys. nat. Lisboa 4 (15): 209—227.

Greeff, R. (1884a): Ueber *Siphonops thomensis*. — Sitzb. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg 1884 (1) (1885): 15—32.

Greeff, R. (1884b): Ueber die Fauna der Guinea-Inseln S. Thomé und Rolas. — Ibid (2): 41—79, 8 Fig.
Schätti, B. & C. Loumont (in Druck): Ein Beitrag zur Herpetofauna von Sao Tomé (Golf von Guinea). — Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden.
Wake, M. H. (1975): Ontogenetic and intraspecific variation in caecilians. — Amer. Soc. Year Book 1975: 365—366.
Wake, M. H. (1976): The development and replacement of teeth in viviparous caecilians. — J. Morphol. 148: 40—41.

Jan Haft, Grasbrunner Weg 3a, D-8011 Grasbrunn 1.



Proceedings of the International Symposium
on

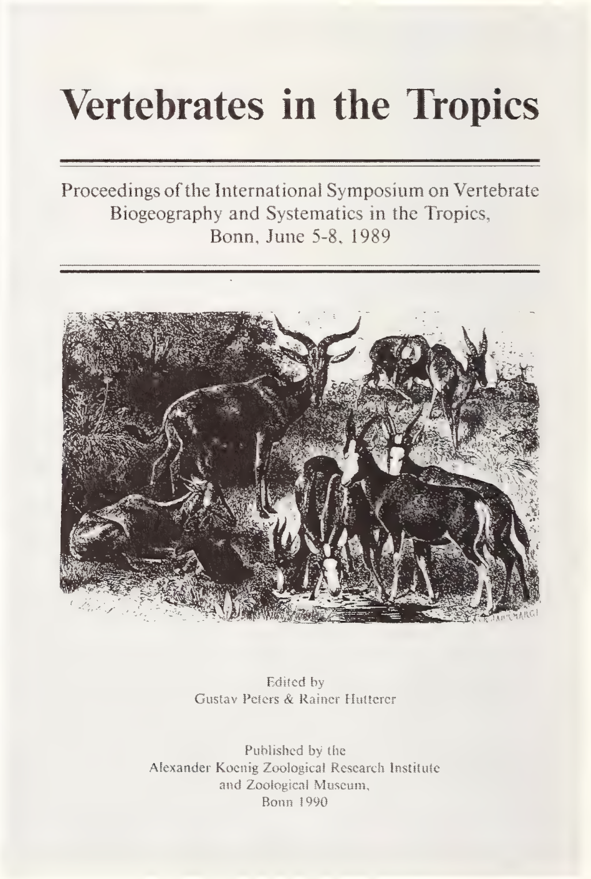
AFRICAN VERTEBRATES

SYSTEMATICS, PHYLOGENY
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY

KARL-L. SCHUCHMANN, Editor

A Symposium Held at the Zoologisches Forsc
Museum Alexander Koenig, Bo
May 15—18, 1984

Selbstverlag



Vertebrates in the Tropics

Proceedings of the International Symposium on Vertebrate
Biogeography and Systematics in the Tropics,
Bonn, June 5-8, 1989

Edited by
Gustav Peters & Rainer Hutterer

Published by the
Alexander Koenig Zoological Research Institute
and Zoological Museum,
Bonn 1990

Order from:

Bibliothek Zoologisches
Forschungsinstitut und
Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 162
D-5300 Bonn 1
Fax (02 28) 21 69 79

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 481—504	Bonn, Oktober 1992

Ein Jahrhundert Afrikaforschung im Museum Alexander Koenig: Verzeichnis der Publikationen

R. Hutterer, H. von Issendorff & K.-H. Lampe

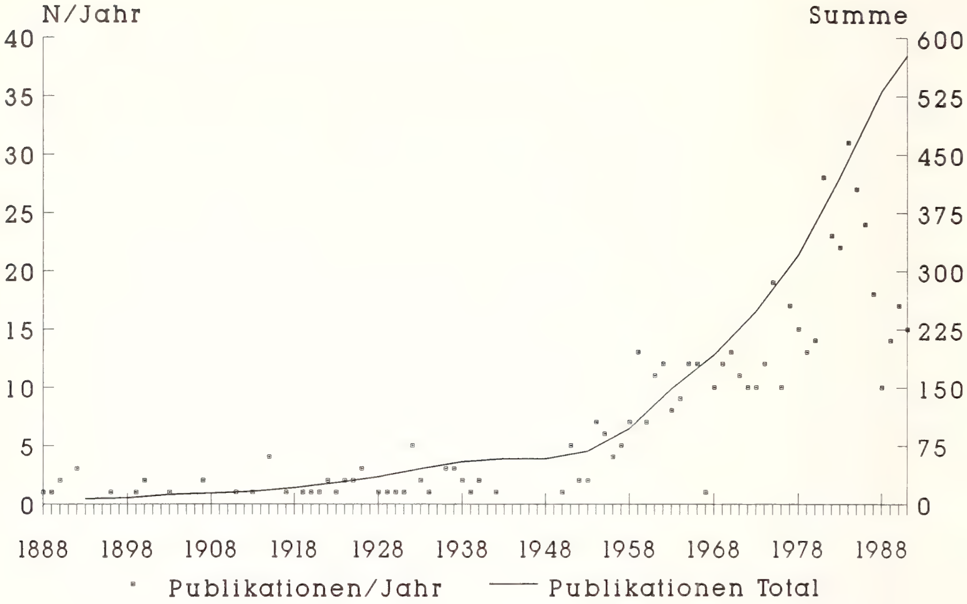
Abstract. In 1885 Alexander Koenig started a series of 13 expeditions to four African countries and the Canary Islands. The large collections and the scientific results obtained contributed to the foundation of the Museum Alexander Koenig; since that time research on African vertebrates and insects constitutes one of the main research programs of the Museum. In this bibliography all scientific papers on African zoology are listed which have been published by the staff of the Museum, beginning with Alexander Koenig's avifauna of Tunis of 1888. Also included, although less complete, are papers by external scientists which were based on the collections of the Museum Alexander Koenig; they are marked by an asterisk (*).

Key words. Bibliography, Africa, zoology, Museum Alexander Koenig.

Einleitung

1885 reiste Alexander Koenig nach Tunesien, um die Avifauna des Landes zu erforschen. Bis 1913 unternahm er 12 weitere Expeditionen nach Tunesien, auf die Kanarischen Inseln, nach Algerien, Ägypten und in den Sudan. Seine von diesen Reisen mitgebrachten umfangreichen Sammlungen bildeteten den Grundstock für das 1912 von ihm gegründete, aber wegen des 1. Weltkrieges erst 1934 fertiggestellten Museums Alexander Koenig. Zugleich schuf er mit seinem wissenschaftlichen Werk das Fundament für einen wesentlichen Schwerpunkt in der heutigen Arbeit des Museums Koenig: die Erforschung der Tierwelt Afrikas.

Nachfolgende Graphik zeigt die Entwicklung der Publikationstätigkeit von 1888 bis heute. Nach Ende des 2. Weltkrieges nahm die Untersuchung afrikanischer Tierarten deutlich zu. Das ist auf eine Vergrößerung des Personalbestandes des Museums wie auch auf verschiedene Forschungsreisen, z.B. in die Sahara, nach Kamerun, Senegal und Namibia, zurückzuführen. In der vorliegenden Dokumentation haben wir versucht, alle von Mitarbeitern des Museums Alexander Koenig verfaßten Veröffentlichungen über Afrikas Tierwelt zu sammeln, angefangen mit Alexander Koenigs erster Arbeit von 1888. Ergänzend sind Arbeiten externer Wissenschaftler aufgeführt, die über Material aus den Sammlungen des Museums publiziert haben; diese Autoren sind mit einem Asterisk (*) gekennzeichnet. Während bei den Veröffentlichungen der Museumsmitarbeiter eine weitgehende Vollständigkeit erreicht wurde, sind die Arbeiten der externen Forscher nur unvollständig erfaßt. Hinweise auf bisher übersehene Arbeiten sind uns deshalb willkommen. Allen Kolleginnen und Kollegen, die uns bei der Sammlung von Zitaten unterstützt haben, möchten wir hiermit herzlich danken.



Chronologisches Publikationsverzeichnis

1888

Koenig, A.: Avifauna von Tunis und des angrenzenden Tripolitanien mit Beifügung einer Liste tunisischer Kriechthiere. — J. Orn. 36: 121—304.

1889

Koenig, A.: Vorläufige Notiz über zwei neue Vogelarten von den Canarischen Inseln. — J. Orn. 37: 182—183.

1890

Koenig, A.: Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den canarischen Inseln. — J. Orn. 38: 257—488.

Koenig, A.: Ueber Teneriffa in zoologischer Beziehung. — Sitzber. niederrhein. Ges. für Natur und Heilkunde in Bonn, A, 3—13, 20—28.

1892

Koenig, A.: Zweiter Beitrag zur Avifauna von Tunis. — J. Orn. 40: 266—312, 329—416; 41: 13—106.

Krauss, H.: Dermapteren und Orthopteren aus Tunis. — Wien. ent. Ztg. 11: 143—150. (*)

Krauss, H.: Systematisches Verzeichnis der canarischen Dermapteren und Orthopteren mit Diagnosen der neuen Gattungen und Arten. — Zool. Anz. 15: 163—171. (*)

1896

Koenig, A.: Reisen und Forschungen in Algerien. I, II. — Dornblüth, Bernburg.

1903

Neumann, O.: Neue afrikanische Species und Subspecies. — In: Reichenow's Orn. Mber. 1903: 180—185. (*)

1907

Koenig, A.: Die Falconiden Aegyptens. — J. Orn. 55: 391—469, 549—582.

Koenig, A.: Die Geier Aegyptens. — J. Orn. 55: 59—91.

1911

Koenig, A.: Die Ergebnisse meiner Reise nach dem Sudan im Frühjahr 1910. — In: Verhdl. V. Int. Orn. Kongr. Berlin 1910, 469—545.

1913

Werner, F.: Orthopteren aus Ägypten und dem angloägyptischen Sudan. Gesammelt auf den Reisen von Herrn Prof. A. Koenig 1897, 1903 und 1910. — Zool. Jb. Syst. 34: 203—221. (*)

1915

Esben-Petersen, P.: Neuropteren und Embiiden aus Ober-Aegypten und dem Aegyptischen Sudan. — Ent. Mitt. 4: 79—88. (*)

Reichensperger, A.: Zur Kenntnis afrikanischer Myrmekophilen (Paussidae, Clavigeridae usw.) (Col.). — Ent. Mitt. 4: 120—128. (*)

Strand, E.: Lepidoptera aus Ober-Aegypten und dem Aegyptischen Sudan. — Arch. Naturgesch. 1914(A) 10: 95—112. (*)

1917

Koenig, A.: Die Eulen Aegyptens. — J. Orn. 65: 129—160.

1919

Koenig, A.: Die Sperrschnäbler (Fissirostres) Aegyptens. — J. Orn. 67: 431—485.

1920

Koenig, A.: Die Sitzfüssler (Insessores), die Klettervögel (Scansores) und die rabenartigen Vögel (Coraces) Aegyptens. — J. Orn. 68, SH.: 1—148.

1921

Koenig, A.: Die Fänger (Captores) Aegyptens. — J. Orn. 69: 426—456. 1922

Müller, L.: Ueber eine neue *Uromastix*-Art aus der Zentral- Sahara. — Naturwiss. Beob. 15/16: 1—9. (*)

Reichensperger, A.: Neue afrikanische Paussiden und Termitophilen (Pauss., Staphyl., Endomych.) (Col.). — Ent. Mitt. 11: 22—35. (*)

1923

Le Roi, O.: Die Ornis der Sinai-Halbinsel. — J. Orn. 71: 28—95, 196—252.

1924

Koenig, A.: Die Sänger (Cantores) Aegyptens. — J. Orn. 72, SH: 1—247.

Koenig, A.: Vogelskizzen vom Nil, von seiner Mündung bis zu seinen Quellflüssen. — In: Koenig, A.: Die Sänger (Cantores) Aegyptens. — J. Orn. SH: 251—277.

1925

Reichensperger, A.: Die Paussiden des belgischen Congogebietes. — Rev. Zool. Afr. 8: 22—45. (*)

Reichensperger, A.: Beitrag zur Kenntnis der Paussiden (Col.). — Ent. Mitt. 14: 343—351. (*)

1926

Koenig, A.: Ein weiterer Teilbeitrag zur Avifauna Aegyptiaca, enthaltend die Ordnungen der Kegelschnäbler (Conirostres), der Tauben (Columbae), der Scharr- und Hühnervögel (Rasores) und drei Vertreter aus der Ordnung der Wat- und Sumpfvögel (Grallatores). — J. Orn. 74, SH: 1—152.

Koenig, A.: Die Ergebnisse meiner zweiten Forschungsreise in das Gebiet der Quellflüsse des Nils. — J. Orn. 74: 315—361.

Reichensperger, A.: Neue afrikanische Paussiden nebst einem zoogeographischen Versuch (Col.). — Ent. Mitt. 15: 358—369. (*)

1928

Koenig, A.: Fortsetzung und Schluß der Watvögel (Grallatores) Aegyptens. — J. Orn. 76, SH: 1—311.

1929

Reichensperger, A.: Systematische und ökologische Myrmekophilen-Beiträge (Staphyl., Hist., Pauss.). — Zool. Anz. 1929: 257—268. (*)

1930

Reichensperger, A.: Subgenera von *Paussus* und die Gattung *Hylotorus*, sowie Beiträge zur Kenntnis afrikanischer und südamerikanischer Myrmekophilen (Pauss., Clavig. Hist.). — Ent. Bl. 26: 71—80. (*)

1931

Jordans, A. von: Der abessinische Kronenkranich. — Falco 26: 13—18.

1932

Jordans, A. von & F. Neubaur: *Otus leucotis Margarethae* subsp. n. — Falco 27: 9—10.

Koenig, A.: Die Schwimmvögel (Natatores) Aegyptens. Die Ruderfüßer (Steganopodes) Aegyptens. Die Flügeltaucher Aegyptens. — J. Orn. 80, SH: 1—237.

Koenig, A.: Katalog der Nido-oologischen Sammlung. 4 Bd., 1122 S., 18 Farbt., Eigenverlag.

Pietschmann, V.: Ein neuer Wels aus dem Nil. — Zool. Anz. 100: 92—94. (*)

Reichensperger, A.: Die Paussiden des Belgischen Congogebietes. III. Nachtrag. — Rev. Zool. Bot. Afr. 21: 255—261. (*)

1933

Reichensperger, A.: Neue Paussiden Afrikas nebst Bemerkungen zu andern. — Ent. Bl. 29: 12—18. (*)

Schweppenburg, H. Frhr. Geyr von: Zugausfall in Aegypten. — J. Orn. 81: 331—343. (*)

1934

Niethammer, G.: Giraffen in Deutsch-Südwestafrika. — Zool. Garten 7: 138.

1936

Koenig, A.: Die Vögel am Nil von seiner Mündung bis in das Gebiet seiner Quellflüsse (Weißer Nil) auf Grund eigener Reisen und Beobachtungen in Wort und Bild dargestellt. II. Die Raubvögel. — Kunze, Bernburg. 188 S.

Reichensperger, A.: Paussiden aus Madagaskar nebst einigen Bemerkungen. — Rev. Francaise D'Ent. 3: 199—206. (*)

Wolf, H.: Interessante Katze aus Ostafrika. — Z. Säugetierk. 11: 338.

1937

Jordans, A. von: *Spizaetus coronatus* (L.) in Abessinien. — Falco 33: 4—7.

Koenig, A.: Bericht über ein in der Freiheit gesammeltes Ei von *Bucorvus abyssinicus* (Bodd.). — Beitr. Fortpflanzbiol. Vögel 13: 113—115.

Reichensperger, A.: Die Paussiden des Belgischen Congogebietes. V. Nachtrag. — Rev. Zool. Bot. Afr. 30: 261—279. (*)

1938

Reichensperger, A.: Coleoptera, Paussidae. — Miss. scient. Omo Zool. 4: 77—88. (*)

Reichensperger, A.: Paussiden-Studien. — Decheniana 97b: 97—131. (*)

1939

Niethammer, G.: Zugvogel-Beobachtungen in Südwestafrika (Oktober bis Januar). — Vogelzug 10: 127—130.

1940

Hoesch, W. & G. Niethammer: Die Vogelwelt Deutsch-Südwest-Afrikas namentlich des Damara- und Namalandes. — Berlin: Friedländer & Sohn. J. Orn. SH.

Niethammer, G.: Beobachtungen über die Balz und Untersuchungen über den Oesophagus südafrikanischer Trappen. — Orn. Mber. 48: 29—33.

1942

Niethammer, G.: Über den Klippspringer Deutsch-Südwestafrikas. — Zool. Garten (N.F.) 14: 139—149.

1950

Reichensperger, A.: Paussidae. — Explor. Parc Nat. Albert 68: 3—12. (*)

1951

Boetticher, H. von: Zur Systematik einiger Webervögel, Passeridae. — Zool. Anz. 147: 111—116. (*)

Mannheims, B.: Tipulidae. — In: Lindner, E: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band III 5, 1. Teilband, 1—321. (Fortgesetzt von B. Theowald.) — Schweizerbart, Stuttgart. (Tipuliden der Westpaläarktis einschließlich Nordafrikas.)

Müller, L.: Aufstellung eines Neotypus von *Uromastix geyri* L. Müller. — Bonn. zool. Beitr. 2: 109—111. (*)

Reichensperger, A.: Ein neuer *Paussomorphus* aus Kamerun nebst einigen Bemerkungen. — Entomol. Bl. 47: 1—6. (*)

Reichensperger, A.: Paussiden des belgischen Congogebietes. — Rev. Zool. Bot. Afr. XLV: 61—72. (*)

1952

Niethammer, G.: Vogelzug an Wüstenstraßen. — Zool. Garten N.F. 19: 134—135.

Wolters, H. E.: Die Gattungen der westpalaearktischen Sperlingsvögel (Ordn. Passeriformes). — Bonn. zool. Beitr. 3: 231—288. (*)

1953

Eichler, W.: Von Alexander Koenig gesammelte Federlinge I. Von Singvögeln und Spechten. — Bonn. zool. Beitr. 4: 333—343. (*)

Niethammer, G.: Der Kolkrabe (*Corvus corax*) von Fuerteventura, ein Beitrag zur Tiergeographie der östlichen Kanaren. — Bonn. zool. Beitr. 4: 73—78.

1954

Niethammer, G.: Winterliche "Männchenpaare" in der algerischen Sahara. — Vogelwarte 17: 194—196.

Niethammer, G.: Zur Verbreitung, Brutzeit und Mauser von *Sylvia nana deserti*. — Vogelwarte 17: 199—200.

Niethammer, G.: Vögel der Wüste suchen in Mauselöchern Schutz. — Vogelwarte 17: 215—216.

Niethammer, G.: Die systematische Stellung von *Micropus bradfieldi*. — J. Orn. 95: 415.

Niethammer, G.: *Choriotis arabs geyri* subspec. nova. — Bonn. zool. Beitr. 5: 193—194.

Niethammer, G. & J. **Laenen**: Hivernage au Sahara. — Alauda 22: 25—31.

Wolters, H. E.: Über die Gattungen der Ploceinae. — Ann. Mus. Congo Tervuren, in 4(=hF8), Zool. 1: 107—113. (*)

1955

Lehmann, E. **von**: Neue Säugetierrassen aus Südwestafrika. — Bonn. zool. Beitr. 6: 171—172.

Niethammer, G.: Zur Vogelwelt des Ennedi-Gebirges (Französisch Äquatiorial-Afrika). — Bonn. zool. Beitr. 6: 29—80.

Niethammer, G.: Zur Systematik der Vögel des Kaoko-Veldes (Südwestafrika). — Bonn. zool. Beitr. 6: 173—195.

Niethammer, G.: Das nordwestafrikanische Winterquartier der Ringdrossel (*Turdus torquatus*). — Vogelwarte 18: 22—24.

Niethammer, G.: Jagd auf Vogelstimmen. — J. Orn. 96: 115—118.

Wolters, H. E.: Über die Gaumenbildung von *Carduelis ("Serinus") mozambica* (Müll.). — Bonn. zool. Beitr. 6: 28. (*)

1956

Eisentraut, M.: Notizen über einige Vögel des Kamerungebirges. — J. Orn. 97: 291—300.

Hoesch, W. & E. **von Lehmann**: Zur Säugetier-Fauna Südwestafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 7: 8—57.

Niethammer, G.: Buntes Vogelleben zwischen Urwald und Wüste. — Orion 15/16: 611—615.

Niethammer, G.: An der Pforte zur äthiopischen Region. — Beitr. Vogelk. 5: 138—143.

1957

Niethammer, G.: Ein weiterer Beitrag zur Vogelwelt des Ennedi-Gebirges. — Bonn. zool. Beitr. 8: 275—284.

Niethammer, G.: Die hellen Vogelrassen des Etoscha- Gebietes (SW-Afrika). — J. Orn. 98: 448—451.

Reichensperger, A.: Paussiden Studien III (Col. Paussidae). — Dt. Ent. Z. 4: 61—73. (*)

Wolters, H. E.: Die Klassifikation der Webefinken (Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 8: 90—129. (*)

Wolters, H. E.: On the genera *Estrilda* Swainson and *Lagonosticta* Cab. — Bull. Br. Orn. Club 77: 62—63. (*)

1958

Buchholz, K. F.: Ein neuer *Phyllogomphus* (Gomphidae: Odonata) aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 9: 258—260.

Mannheims, B.: *Pales eburata* n. sp. aus Ost-Afrika (Dipt., Tipulidae). — Opusc. zool. Münch. 14: 2 S.

Mannheims, B.: Ostafrikanische Tipuliden (Dipt.). (Ergebnisse der Deutschen Zoologischen Ostafrika-Expedition 1951/52, Gruppe Lindner — Stuttgart, Nr. 29). — Stuttg. Beitr. Naturk. 6: 12 S.

Niethammer, G.: *Turdus merula agnetae* Volsoe. — Bull. Br. Orn. Club 78: 87.

Steinbacher, J.: Migration de printemps en Tunisie. — Alauda 26: 199—277. (*)

Wolters, H. E.: Über einige Formen afrikanischer Webefinken (Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 9: 200—207. (*)

Wolters, H. E.: Übersicht über die eigentlichen Weber. — Vogelring 5: 144—149. (*)

1959

Bauer, K. & J. Niethammer: Über eine kleine Säugetierausbeute aus Südwest-Afrika. — Bonn. zool. Beitr. 10: 236—261.

Breuning, S. von: Neue und bemerkenswerte Käfer-Formen aus der Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig. — Bonn. zool. Beitr. 10: 126—131. (*)

Buchholz, K. F.: Odonaten aus dem Ennedigebirge, nebst Bemerkungen über einige aethiopische Arten. — Bonn. zool. Beitr. 10: 75—98.

Eisentraut, M.: Der Rassenkreis *Rousettus aegyptiacus* E. Geoff. — Bonn. zool. Beitr. 10: 218—235.

Eisentraut, M.: Zur Kenntnis der westafrikanischen Flughundgattung *Scotonycteris*. — Bonn. zool. Beitr. 10: 298—309.

Heim de Balsac, H.: Nouvelle Contribution à l'Etude des Insectivores Soricidae du Mont Cameroun (Ergebnisse der Reise Eisentrauts 1957/58). — Bonn. zool. Beitr. 10: 198—217. (*)

Hemmingsen, A. M., B. Mannheims & P. Nielsen: Notes on crane-flies (Tipulidae) collected by Dr. Axel M. Hemmingsen in the Canary Islands. — Ent. Medd. 29: 71—77.

Kollmannsperger, F.: Ornithologische Beobachtungen im Ennedigebirge (1.8.—10.10.1957) (2 Abb. und Beiträge von G. Niethammer.) — Bonn. zool. Beitr. 10: 21—67.

Lüling, K. H.: Einige Notizen über die afrikanischen Lungenfische. — Aquar. Terrar. Z. 12: 12—16, 44—48.

Niethammer, G.: Die Rolle der Auslese durch Feinde bei Wüstenvögeln. — Bonn. zool. Beitr. 10: 179—197.

Niethammer, G.: Der Kuhreiher — häufiger und auffälliger Vogel Afrikas. — Orion 11: 880—883.

Niethammer, G.: Auf der Vogelfluglinie. — Bericht in einer Zeitschrift von "Auto-Union" anläßlich der Afrikareise mit Abs im DKW-Jeep.

Niethammer, J.: Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers (*Eliomys quercinus*). — Z. Säugetierk. 24: 35—45. (*)

1960

Eisentraut, M.: Zwei neue Rhinophiden aus Guinea. — Stuttg. Beitr. Naturk. 39: 1—7.

Eisentraut, M.: Heat regulation in primitive mammals and in tropical species. — Bull. Mus. comp. Zool. 124: 31—43.

Eisentraut, M.: Das Stammklettern bei Schuppentieren. — Zool. Beitr. N.F. 5: 512—518.

Lehmann, E. von: Haustiere in Nordafrika. — Orion 8.

Steinbacher, J.: Vogelleben und Vogelzug in Tunesien. — Natur und Volk 12: 398—406. (*)

Wolters, H. E.: Zur Systematik der Atlasfinken (Untergattung *Hypochera* der Gattung *Vidua*, Viduinae, Estrildidae, Aves). — Bonn. zool. Beitr. 11: 19—25. (*)

1961

Abs, M.: Beobachtungen an afrikanischen Webervögeln (Aves, Ploceidae). — Köln. (*)

Eisentraut, M.: Gefangenschaftsbeobachtungen an *Rattus (Praomys) morio* (Trouessart). — Bonn. zool. Beitr. 12: 1—21.

Eisentraut, M.: Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319—325.

Kaszab, Z.: Neue Meloiden (Coleoptera) aus dem Museum A. Koenig in Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 12: 343—353. (*)

Lehmann, E. von: Allongement adaptatif de la rangée des incisives chez quelques antilopes. — Mammalia 25: 471—475.

Lüling, K. H.: Untersuchungen an Lungenfischen, insbesondere an afrikanischen Protopteriden. — Bonn. zool. Beitr. 12: 87—112.

Mannheims, B.: Afrikanische Tipuliden (Dipt.). (Ergebnisse der Forschungsreise Lindner 1958/59 — Nr. 7). — Stuttg. Beitr. Naturk. 60: 6 S.

Niethammer, G.: Gefangenschafts-Melanismus bei Webervögeln. — Bonn. zool. Beitr. 12: 165—166.

Niethammer, G.: Vögel der südwestafrikanischen Küste. — Vogelwarte 21: 147—152.

Niethammer, G.: Sonderbildungen an Ösophagus und Trachea beim Weibchen von *Turnix sylvatica lepurana*. — J. Orn. 102: 75—79.

Wolters, H. E.: Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten der Viduinae. — Vogelring 1: 12—15.

1962

Eisentraut, M.: Wie verhalten sich verwandte Vertreter von heimischen Winterschläfern aus wärmeren Gebieten unter veränderten Temperaturbedingungen? — Zool. Anz. 169: 429—432.

Mannheims, B.: *Tipula stenoptera* n. sp. von den Azoren (Dipt. Tipulidae). — Notul. ent. 42: 128—129.

Mannheims, B.: *Ctenacroscelis albovittatus* (Macquart) auf den Kapverden (Dipt. Tipulidae). — Notul. ent. 42: 129—130.

Mannheims, B.: Die Tipuliden Madeiras (Dipt. Tipulidae). — Notul. ent. 42: 132—136.

Niethammer, G.: Zoologie. In: Deutsche Afrikawissenschaft — Stand und Aufgabe. S. 35—42.

Trewavas, E.: Fishes of the Crater Lakes of the Northwestern Cameroons. — Bonn. zool. Beitr. 13: 146—192. (*)

Wolters, H. E.: Über die Kamerunrassen von *Lagonosticta rubricata* und *L. senegala* (Aves, Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 13: 324—326.

Wolters, H. E.: *Estrilda astrild schoutedeni* subsp. nov. — J. Orn. 103: 305.

Wolters, H. E.: Anmerkung zu: C.J.O. Harrison "Solitary song and its inhibition in some Estrildidae". — J. Orn. 103: 377—379.

Wolters, H. E.: Über *Serinus citrinipectus* Clancey & Lawson. — J. Orn. 103: 492.

Wolters, H. E.: Taxonomische Bemerkungen über *Lagonosticta rubricata* und *L. rhodopareia*. — J. Orn. 103: 495—496.

Wolters, H. E.: On the races of *Estrilda nonnula* (Hartlaub). — Bull. Br. Orn. Club 82: 91—92.

1963

Eisentraut, M.: Die Hörnchen (Sciuridae) von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 14: 177—186.

Eisentraut, M.: Die Wirbeltiere des Kamerungebirges, unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen. — Verlag Paul Parey, Hamburg & Berlin, 353 S.

Niethammer, G.: Zur Vogelwelt des Hoggar-Gebirges (Zentrale Sahara). — Bonn. zool. Beitr. 14: 129—150.

Niethammer, G., H. v. Schwind & H. E. Wolters: Die deutschen Namen der Vögel in Süd- und Südwestafrika. — Herausgeg. v. d. S.W.A. Wiss. Ges. zur Tagung ihrer Orn. Arbeitsgruppe am 31.5.—2.6.1963 in Windhoek, 23 S.

Niethammer, J.: Nagetiere und Hasen aus der zentralen Sahara (Hoggar). — Z. Säugetierk. 28: 350—369. (*)

Wolters, H. E.: What is *Lagonosticta rhodopareia* Heuglin 1868? — Ostrich 24: 177—178.

Wolters, H. E.: Zur Rassengliederung von *Pytilia melba* (L.). — J. Orn. 104: 185—190.

Wolters, H. E.: *Uraeginthus angolensis cyanopleurus* subsp. nov. — J. Orn. 104: 250.

1964

Breuning, S. von: Descriptions de nouveaux Lamiaires (Col., Cerambycidae). — Bull. Soc. ent. Mulhouse: 95—103. (*)

Eisentraut, M.: La faune de Chiroptères de Fernando Poo. — Mammalia 28: 529—552.

Eisentraut, M.: Meeresschildkröten an der Küste von Fernando Poo. — Natur u. Mus. 94: 471—475.

Lehmann, E. von: Die Säugetierausbeute der 6 Reisen (1897—1913). In: Günther Niethammer (Hrsg.): Alexander Koenigs Reisen am Nil: 71—74.

Mertens, R.: Die Reptilien von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 15: 211—238. (*)

Niethammer, G.: Das Leben in der Wüste. — Naturwiss. Rdschau, 402.

Niethammer, G. (Hrsg.): Alexander Koenigs Reisen am Nil. — Selbstverlag der Alexander Koenig Stiftung, Neusser, Bonn.

Wolters, H. E.: *Estrilda nonnula eisentrauti* subsp. nov. — J. Orn. 105: 355.

Wolters, H. E.: Zur geographischen Variation von *Uraeginthus bengalus* (L.) (Aves, Estrildidae). — Biol. Jaarboek Gent 32: 146—150.

1965

Baraud, J.: Révision des *Euserica*, *Neomaladera*, *Serica* et *Maladera* des Pays Européens et Circumméditerranéens (Col. Scarabaeidae). — Ann. Soc. Ent. Fr. 1: 71—116. (*)

Buchholz, K. F.: Zur Kenntnis des Genus *Phyllogomphus* (Odonata: Gomphidae). — Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 41(6): 1—5.

Eisentraut, M.: Der Rassenkreis *Rousettus angolensis* (Bocage). — Bonn. zool. Beitr. 16: 1—6.

Eisentraut, M.: Ein neuer Vertreter der Muriden von der Insel Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 16: 7—13.

Eisentraut, M.: Über einige Vogelrassen von der Insel Fernando Poo. — J. Orn. 106: 218—219.

Eisentraut, M.: Rassenbildung bei Säugetieren und Vögeln auf der Insel Fernando Poo. — Zool. Anz. 174: 37—53.

Eisentraut, M.: Die Muriden von Fernando Poo. — Zool. Jb. Syst. 92: 13—40.

Eisentraut, M.: Zur Höhle des Morimo (Fernando Poo/ Westafrika). — Mitt. Verb. Dt. Höhlen- u. Karstforschung 11: 46—48.

Mertens, R.: Die Amphibien von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 16: 14—29.

Roesler, U.: Chorologische Untersuchungen über den *Homoeosoma-Ephestia*-Komplex (Lepidoptera: Phycitinae) im paläarktischen Raum. — Bonn. zool. Beitr. 16: 318—349.

Thys van den Audenaerde, D.: List of the freshwater fishes presently known from the island of Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 16: 316—317. (*)

Wolters, H. E.: *Nectarinia chalybea pintoi* und *Nectarinia seimundi traylori* nomina nova. — J. Orn. 106: 357.

1966

Amtmann, E.: Zur Systematik afrikanischer Streifenhörnchen der Gattung *Funisciurus*. — Bonn. zool. Beitr. 17: 1—44. (*)

Baraud, J.: Révision du sous-genre *Thorectes* (Col. Scarabaeidae) troisième note des espèces d'europe (sauf péninsule ibérique) et du moyen-orient. — Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 2: 563—575. (*)

Basilewsky, P.: Révision des *Megacephala* d'Afrique. (Coleoptera Carabidae Cicindelinae). — Musee Royal de l'Afrique Centrale-Tervuren, Belgique Annales. Serie In. 8. Sciences Zoologiques 152: 149pp. (*)

Eisentraut, M: Die *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo. — Z. Säugetierk. 31: 213—219.

Heim de Balsac, H. & J.-J. Barloy: Revision des Crocidures du groupe *flavescens-occidentalis-manni*. — Mammalia 30: 601—633. (*)

Lüling, K. H.: Das Auge des Flösselhechtes, *Polypterus ornatipinnis*, als Beispiel für ein typisches Dämmerungsauge. — Aquar. Terrar. Z. 19: 105—108.

Niethammer, G.: Sexualdimorphismus am Ösophagus von *Rostratula*. — J. Orn. 107: 201—204.

Niethammer, G. & H. E. Wolters: Kritische Bemerkungen über einige südafrikanische Vögel im Museum A. Koenig, Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 17: 157—185.

Roesler, U.: Beschreibung von neuen Taxa des *Homoeosama-Ephostia*-Komplexes. (Lepidoptera, Phycitidae) aus der Paläarktis. — Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. 25: 43—69.

Roesler, U. & H. Walter: Der Falter *Trichophaga abruptella* (Woll., 1858) (Tineidae) und seine Abhängigkeit vom Eleonorenfalken. — Bonn. zool. Beitr. 17: 135—140.

Traylor, M. A.: Relationships in the *Combassous* (sub-gen. *Hypochera*). — Ostrich 6: 57—74. (*)

Wolters, H. E.: On the relationships and generic limits of African Estrildinae. — Ostrich 6: 75—81.

1967

Endrödi, S.: Die Rassenkreise der Gattung *Pentodon* (Col., Dynastinae). — Folia Ent. Hung. 20: 167—195. (*)

1968

Clancey, P. A.: Variation in *Ardeola ralloides* (Scopoli) (Aves-Ardeidae). — Arnoldia 37: 1—5. (*)

Eisentraut, M.: Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 1—14.

Eisentraut, M.: Beitrag zur Vogelfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 49—68.

Eisentraut, M.: Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170—175.

Heim de Balsac, H.: Contribution à l'Etude des Soricidae de Fernando Po et du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 15—42. (*)

Hill, J. E.: Bats from the Cameroons, with the description of a new species of *Pipistrellus*. — Bonn. zool. Beitr. 19: 43—48. (*)

Lehmann, E. von: In Marokko lebt Rotwild. — Kosmos 11: 459—461.

Mertens, R.: Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 19: 69—84. (*)

Wiebes, J. T.: Catalogue of the Coleoptera Cetoniidae in the Leiden Museum. 1. *Goliathus* Lamarck, sensu lato. — Zoöl. Meded. Leiden 43: 19—40. (*)

Wolters, H. E.: Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. I. — Bonn. zool. Beitr. 19: 157—164.

1969

Dieterlen, F.: Zur Kenntnis von *Delanymys brooksi* Hayman 1962 (Petromyscinae; Cricetidae; Rodentia). — Bonn. zool. Beitr. 20: 384—395.

Eisentraut, M.: Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20: 325—334.

Eisentraut, M.: Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Hylomyscus* auf Fernando Poo und in Westkamerun. — Z. Säugetierk. 34: 296—307.

Eisentraut, M.: Die horizontale und vertikale Verbreitung von *Funisciurus isabella*. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 7: 58—66.

Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. — Zool. Jb. Syst. 96: 478—490.

Eisentraut, M. & F. Dieterlen: Kreuzungsversuche mit den beiden Stachelmaus-Arten *Acomys dimidiatus* Cretzschmar und *Acomys minous* Bate (Muridae; Rodentia). — Zool. Beitr. N.F. 15: 329—346.

Kock, D.: Die Fledermaus-Fauna des Sudan. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 521: 1—238. (*)

Niethammer, G.: Am Nest der Namiblerche, *Ammomanes Grayi*. — J. Orn. 110: 503—504.

Niethammer, G. & H. von Schwind: "Operation Flamingo" in der Etoschapfanne (SW.-Afrika). — J. Orn. 110: 505.

Roesler, U.: Phycitinen-Studien (Lepidoptera) III. — Bonn. zool. Beitr. 20: 257—265.

Wolters, H. E.: Die geographische Variation von *Amandava subflava* (Aves, Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 20: 60—68.

Wolters, H. E. & P. A. Clancey: A new race of Green-headed Oriole from Southern Mocambique, *Oriolus chlorocephalus speculiter*, subsp. nov. — Bull. Br. Orn. Club 89: 108—109.

1970

Eisentraut, M.: Die vertikale Rassendifferenzierung und Rassenintegration bei *Turdus olivaceus* von West-Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 21: 119—132.

Eisentraut, M.: Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando Poo und in West-Kamerun. — Z. Säugetierk. 35: 1—15.

Eisentraut, M.: Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau 70: 70—75.

Heim de Balsac, H.: L'unité spécifique entre *Crocidura giffardi* de Winton et *C. goliath* Th. se trouve démontrée grâce aux plus récentes captures effectuées au Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 21: 83—88. (*)

Hieke, F.: Die paläarktischen Amara-Arten des Subgenus *Zezea* Csiki (Coleoptera, Carabidae). — Dt. ent. Z. N.F. 17: 119—214. (*)

Mandl, K.: Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Familie Cicindelidae. — Koleopt. Rdsch. Wien 48: 67—74. (*)

Pinhey, E.: Monographic study of the genus *Trithemis* Brauer (Odonata: Libellulidae). — Mem. ent. Soc. southern Africa 11: 1—159. (*)

Roer, H.: Zur Wasserversorgung der Microchiropteren *Eptesicus zuluensis vansoni* (Vespertilionidae) und *Sauromys petrophilus erongensis* (Molossidae) in der Namibwüste. — Bijdr. Dierk. 40: 71—73.

Sauer, E. G. F.: Interspecific behaviour of the South African ostrich. — Ostrich 8: 91—103.

Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer: Soziale Kontakte von Straußen mit anderem Wild in der inneren Namib. — Namib und Meer 1: 5—34.

Wolters, H. E.: On the generic classification of the weaver-birds of the *Malimbus-Ploceus* group. — Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 23: 369—391.

Wolters, H. E.: Sperlinge, Widavögel und Weber. — Grzimeks Tierleben, Band IX: 405—411 u. 419—427. Kindler Verlag Zürich u. München.

Wolters, H. E. & K. Immelmann: Prachtfinken. — Grzimeks Tierleben, Band IX: 427—445. Kindler Verlag Zürich u. München.

1971

Gruber, U. F.: Geckos, Flossenfüße und Schlangenschleichen. — Grzimeks Tierleben, Band VI: 154—180.

Gruber, U. F.: Blindschlangen, Wühlschlangen und Warzenschlangen. — Grzimeks Tierleben, Band VI: 362—366.

Niethammer, G.: Some problems connected with the house sparrow's colonisation of the world. — Ostrich 8: 445—448.

Niethammer, G.: Die Fauna der Sahara. — In: Schiffer: Die Sahara und ihre Randgebiete: 499—603, Weltforum Verlag, München.

Pinhey, E.: Odonata of Fernando Po Island and of neighbouring Cameroons Territory. — J. ent. Soc. southern Africa 34(2): 215—230. (*)

Roer, H.: Zur Lebensweise einiger Microchiropteren der Namibwüste (Mammalia, Chiroptera). — Zool. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden 32: 43—55.

Sauer, E. G. F.: Zur Biologie der wilden Strauße Südwestafrikas. — Z. Kölner Zoo 14: 43—64.

Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer: Die Kurzohrige Elefantenspitzmaus in der Namib. — Namib und Meer 2: 5—43.

Wolters, H. E.: Probleme der Gattungsabgrenzung in der Ornithologie. — Bonn. zool. Beitr. 22: 210—219.

Wolters, H. E.: Some additions to the bird fauna of the South West African Sandveld Kalahari. — Ostrich 42: 82.

Wolters, H. E.: Die Witwen (Viduinae) als hochentwickelte Brutparasiten. — Gefied. Welt 95: 161—162.

1972

Frey, G.: Neue Ruteliden (Col. Scarabaeidae) aus China, Indochina und Westafrika. — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 23: 247—254. (*)

Frey, G.: Eine neue *Lepidiota*-Art aus Kamerun (Col. Melolonth.). — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 23: 286. (*)

Lehmann, E. von: Eine zoologische Exkursion nach Tunesien. — Zool. Beitr. NF 18: 203—225.

Sauer, E. G. F.: Ratite Eggshells and Phylogenetic Questions. — Bonn. zool. Beitr. 23: 3—48.

Sauer, E. G. F.: Schutzmaßnahmen zur Erhaltung der Primaten. — Bonn. zool. Beitr. 23: 352—354.

Sauer, E. G. F. & P. Rothe: Ratite eggshells from Lanzarote. Canary Islands: Isolation by continental drift. — Science 176: 43—45.

Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer: Zur Biologie der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*. — Z. Kölner Zoo 15: 119—139.

Steinbacher, J.: Beiträge zur Vogelwelt von West- Madagaskar. — Senckenberg. biol. 53: 325—339. (*)

Theowald, B.: Die Tipuliden Algeriens (Diptera, Tipulidae). — Ent. Ber., Amst. 32: 3—5. (*)

Wolters, H. E.: Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. II. — Bonn. zool. Beitr. 23: 87—94.

1973

Eisentraut, M.: Mammalogische Notizen aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 24: 355—360.

Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverbreitung. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428.

Eisentraut, M.: Alexander Koenig und sein Werk. — Selbstverlag Museum A. Koenig.

Krapp, F. & G. Lampe: Zahnanomalien bei Altweltaffen (Catarrhina). — Revue suisse Zool. 80: 83—150.

Lehmann, E. von: Abbildungen nordafrikanischer Wildpferde. — Säugetierk. Mitt. 21: 80—81.

Sauer, E. G. F.: Notes on the behaviour of Lappet-faced Vultures and Cape Vultures in the Namib Desert of South West Africa. — Madoqua II, 2: 43—62.

Sauer, E. G. F.: Zum Sozialverhalten der Kurzohrigen Elefantenspitzmaus, *Macroscelides proboscideus*. — Z. Säugetierk. 38: 65—97.

Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer: Die Kurzohrige Elefantenspitzmaus. — Umschau 73: 491—495.

Wolters, H. E. & H. Hagen: Die Vögel Ost- und Zentralafrikas. Übersetzung und Bearbeitung von I.G. Williams "A Field Guide to the Birds of East and Central Africa". 287 S., 461 Abb. davon 179 farbig. Paul Parey Verlag, Hamburg u. Berlin.

Wolters, H. E., H. Kolberg & H. von Schwind: Die deutschen Namen der Vögel in Süd- und Südwestafrika. 2. Aufl. 34 S. — S.W.A. Wissenschaftl. Ges., Windhoek.

1974

Böhme, W.: Die Typusexemplare der Herpetologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig, Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 25: 165—176.

Böhme, W.: Ein seltenes Zwergchamäleon aus Madagaskar. — Salamandra 10: 80—82.

Endrödi, S.: Monographie der Dynastinae (Col. Lamellicornia, Melolonthidae) 4. Tribus: Pentodontini der äthiopischen Region. — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 25: 4—108. (*)

Frey, G.: Ein neuer *Trichonopus* aus dem Museum Alexander Koenig in Bonn (Col. Melolonthidae Pachydemini). — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 25: 342. (*)

Kumerloeve, H.: Über die Balgsammlung Ludwig Graf von Huyns und weiteres äthiopisches Vogelmaterial im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. — Bonn. zool. Beitr. 25: 56—75. (*)

Lehmann, E. von & A. Radbruch: Der Karyotyp von *Mus musculus* aus Tunesien. — Zool. Beitr. 20: 143—145.

Pinhey, E.: Odonata of the Northwest Cameroons and particularly of the islands stretching southwards from the Guinea Gulf. — Bonn. zool. Beitr. 25: 179—212. (*)

Roer, H.: Zur Kenntnis der Chiropterenfauna Südwestafrikas. — SWA Wiss. Ges. Journal 29: 105—127.

Sauer, E. G. F.: Zur Biologie der Zwerg- und Riesengalagos. — Z. Kölner Zoo 17: 67—84.

Sauer, E. G. F.: Fund eines Nashorn-Vorderhorns in der zentralen Namib. — Namib und Meer 3: 21—23.

Wolters, H. E.: Aus der ornithologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig. III. — Bonn. zool. Beitr. 25: 283—291.

Wolters, H. E. & P. A. Clancey: Intraspecific variation in the Bronze Mannikin *Lonchura cucullata* (Swainson) of Ethiopian Africa. — Durban Mus. Novit. 10: 139—145.

1975

Back, H.-E.: Zur Schmetterlingsfauna des Galita-Archipels — I. Großschmetterlinge. — Bonn. zool. Beitr. 26: 257—263.

Böhme, W.: Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2—48.

Böhme, W.: A montane Chamaeleon new to Nigeria. — Niger. Fld. 40: 125—129.

Böhme, W. & W. Bings: Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11: 39—46.

Dieterlen, F.: *Lophuromys medicaudatus* (Muridae; Rodentia) Beschreibung einer neuen Art, aufgrund neuer Ergebnisse zur systematischen Stellung von *Lophuromys luteogaster* Hatt (1934). — Bonn. zool. Beitr. 26: 293—318. (*)

Eisentraut, M.: Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 76—93.

Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. — Z. f. Säugetierk. 40: 133—141.

Elzen, R. van den: Zur Kenntnis der Avifauna Kameruns. — Bonn. zool. Beitr. 26: 49—75.

Endrödi, S.: Monographie der Dynastinae. 5. Tribus: Oryctini, 2. Teil. Arten der äthiopischen Region (Coleoptera: Melolonthidae). — Ann. Transv. Mus. 29: 245—273. (*)

Heim de Balsac, H.: Nouvelles données sur la faune soricidienne du Cameroun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 94—99. (*)

Klockenhoff, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* von afrikanischen Rabenvögeln — I. — Bonn. zool. Beitr. 26: 217—238.

Lehmann, E. von: Wildpferde und Waldmäuse — Eine zoologische Exkursion nach Tunesien. — Deutsch-Tunesische Rdschau 14: 6.

Naurois, R. de & H. E. Wolters: The affinities of the Sao Tomé Weaver *Textor grandis*. — Bull. Br. Orn. Club 95: 122—126.

Roer, H.: Zur Lebensweise des Namibwüstenkäfers *Onymacris plana* Peringuey (Col., Tenebrionidae, Adesmiini) unter besonderer Berücksichtigung seines Migrationsverhaltens. — Bonn. zool. Beitr. 26: 239—256.

Sauer, E. G. F., E. M. Sauer & M. Gebhardt: Normal and abnormal patterns of struthious eggshells from South West Africa. — Biomineralisation 8: 32—54.

Schifter, H.: Unterartgliederung und Verbreitung des Blaunackenmausvogels *Urocolius macrourus* (Coliiformes, Aves). — Annln naturh. Mus. Wien 79: 109—182. (*)

Vesmanis, I. E.: Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen, 1. Die *Crocidura russula*- Gruppe (Mammalia: Insectivora). — Senckenberg. biol. 56: 1—19. (*)

Wewalka, G.: Revision der Artengruppe des *Hydaticus vittatus* (Fabricius), (Col., Dytiscidae). — Koleopt. Rdsch. 52: 87—100. (*)

Wolters, H. E.: Die Vogelarten der Erde. Eine systematische Liste mit Verbreitungsangaben sowie deutschen und englischen Namen xx + 745 Seiten. — Verlag Paul Parey, Hamburg & Berlin.

1976

Böhme, W. & W. Bischoff: Das Paarungsverhalten der Kanarischen Eidechsen (Sauria: Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra 12: 109—119.

Dieterlen, F.: Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturkde A, 285: 1—96. (*)

Elzen, P. van den & R. van den Elzen: Paarungsrufe von *Breviceps a. adspersus* Peters, 1882 (Amphibia, Anura, Microhylidae), in Südwestafrika. — Bonn. zool. Beitr. 27: 252—257.

Elzen, P. van den & R. van den Elzen: *Tomopterna* cf. *marmorata* (Peters, 1854) aus Südwestafrika (Amphibia, Salientia, Ranidae). — Salamandra 12: 202—204.

Endrödi, S.: Monographie der Dynastinae (Col., Lamellicornia, Melolonthidae) 4. Tribus: Pentodontini der äthiopischen Region, III. — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 27: 118—282. (*)

Klockenhoff, H. & G. Schirmers: Zur Taxonomie der Myrsideen (*Myrsidea* Waterston, 1915); (Menoponidae: Phthiraptera) von *Corvus corax* und *Corvus ruficollis*. — Bonn. zool. Beitr. 27: 300—335.

Niethammer, J.: Zur Fortpflanzung von Kleinsäugern im südwestlichen Marokko im Vorfrühling 1975. — Säugetierk. Mitt. 24: 218—224. (*)

Roer, H.: Erstnachweis von *Tadarida nigeriae spillmanni* (Monard, 1932) für Südwestafrika. — Säugetierk. Mitt. 24: 137—139.

Vesmanis, I. E.: Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen 2. Die *Crocidura suaveolens*- Gruppe (Mammalia: Insectivora). — Z. Säugetierk. 41: 216—225. (*)

Wolters, H. E.: Über den Hottentottengirlitz (*Pseudochloroptila totta*). — Gefied. Welt 100: 207—209.

1977

Back, H. E.: Die Lepidopterensammlung im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. — Bonn. zool. Beitr. 28: 198—205.

Böhme, W.: Eine neue Art der Gattung *Bitis* (Serpentes: Viperidae) aus Äthiopien. — Monitore zool. ital., N.S. (Suppl.) IX: 59—68.

Böhme, W. & W. Bings: Nachträge zur Kenntnis der Kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Salamandra 13: 105—111.

Eisentraut, M.: Gefangenschaftsbeobachtungen am Gundi (*Ctenodactylus gundi*). — Bonn. zool. Beitr. 28: 33—40.

Elzen, P. van den & R. van den Elzen: Untersuchungen zur Chorstruktur südwestafrikanischer Anuren: Erste Ergebnisse. — Bonn. zool. Beitr. 28: 108—116.

Elzen, P. van den & A. Raynaud: Untersuchungen zur Ökologie südafrikanischer Scinciden der Gattung *Scelotes* Fitzinger (Sauria, Scindidae). Erste Ergebnisse. — Bonn. zool. Beitr. 28: 384—393. (*)

Endrödi, S.: Neue südwestafrikanische Aphodiinen gesammelt von Dr. H. Roer. — Bonn. zool. Beitr. 28: 155—156. (*)

Endrödi, S.: Monographie der Dynastinae VIII. Tribus: Phileurini (Coleoptera, Lamellicornia). — Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden 41: 201—234. (*)

Hutterer, R. & P. Vogel: Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung. — Bonn. zool. Beitr. 28: 218—227.

Klaver, C. J.: Comparative lung-morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. — Beaufortia 25: 167—199. (*)

Lehmann, E. von: Bemerkungen zu einer Ginsterkatze und der Weißschwanzmanguste aus dem Casamance-Gebiet (Senegal). — Bonn. zool. Beitr. 28: 232—235.

Nagel, P.: Revision der *Paussus armatus*-Gruppe (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A, 293: 1—95. (*)

Roer, H.: Aktionsraum und Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875) (Co.: Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Zool. Jb. Syst. 104: 560—576.

Roer, H.: Die Fledermausfauna von Südwestafrika. 1. Teil: Microchiroptera. — SWA wiss. Ges. Journal 32: 131—179.

Schedl, K. E.: Scolytidae aus Süd- und Südwestafrika. — Bonn. zool. Beitr. 28: 394—398. (*)

Wolters, H. E.: Die Gattungen der Nectariniidae (Aves, Passeriformes). — Bonn. zool. Beitr. 28: 82—101.

Wolters, H. E.: Über die westafrikanischen Rassen des Buntastrilds, *Pytilia melba* (L.) (Aves, Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 28: 324—330.

1978

Back, H. E.: Vorkommen und Verbreitung der Rhopaloceren in der zentralen Sahara. — Nota lepid. 1: 53—63.

Back, H. E.: Die Pflanzen- und Tierwelt der Sahara. — Sahara 10 000 Jahre zwischen Weide und Wüste. — Ausstellungskatalog Köln 1978: 149—158.

Back, H. E.: Fischfang in der Wüste. — Sahara 10 000 Jahre zwischen Weide und Wüste. — Ausstellungskatalog Köln 1978: 448—500.

Böhme, W.: Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 360—417.

Böhme, W.: Die Identität von *Rana esculenta bilmaensis* Angel, 1936, aus der südlichen Sahara. — Revue suisse Zool. 85: 641—644.

Böhme, W. & R. Hutterer: Kommentierte Liste einer Säugetier-Aufsammlung aus dem Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 303—322.

Dieterlen, F.: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia) in Kamerun und Gabun. — Bonn. zool. Beitr. 29: 287—299. (*)

Elzen, P. van den: Observations sur l'herpétofaune du Waterberg (Namibie). — Bonn. zool. Beitr. 29: 171—182. (*)

Elzen, R. van den: Haltung und Zucht des Hottentottengirlitz (*Pseudochloroptila totta*). — Gefied. Welt 102: 141—143.

Elzen, R. van den & H. E. Wolters: Ornithologische Ergebnisse einer Sammelreise nach Senegal. — Bonn. zool. Beitr.: 29: 323—359.

Hubert, B. & W. Böhme: Karyotype of *Gerbillus pyramidum* I. Geoffroy (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal. — Bull. Carn. Mus. nat. Hist. 6: 38—40.

Hutterer, R.: Systematic value of shrew vocalization. II. Congressus Theriologicus Internationalis, 20.—27. June, 1978, Brno. Abstracts of Papers, p. 26.

Kock, D.: The identity of *Gerbillus bottai* Lataste, 1882 (Mammalia: Rodentia), from Sennaar, Sudan. — Bull. Carn. Mus. nat. Hist. 6: 31—37. (*)

Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer: Ratite eggshell fragments from Mio-pliocene continental sediments in the districts of Ouarzazate, Morocco. — Palaeontographica A, 161: 1—54.

Schifter, H.: Unterartgliederung und Verbreitung des Brillenmausvogels *Urocolius indicus* (Latham 1790). — Annln naturh. Mus. Wien 81: 351—382.

1979

Bischoff, W., H.-K. Nettmann & S. Rykena: Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15: 158—175.

Elzen, P. van den & D. A. Kreulen: Notes on the vocalisations of some amphibians from the Serengeti National Park, Tanzania. — Bonn. zool. Beitr. 30: 385—403. (*)

Elzen, R. van den & W. Baars: Gattungszugehörigkeit und systematische Stellung des Weißbauchgirlitz, *Ochrospiza dorsostriata* (Reichenow, 1887), nach Verhaltensmerkmalen (Aves, Carduelidae). — Bonn. zool. Beitr. 30: 344—356.

Herzig-Straschil, B.: *Xerus inauris* (Rodentia, Sciuridae) — an inhabitant of the arid regions of southern Africa. — Folia zool. 28: 119—124. (*)

Hutterer, R.: Paarungsrufe der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens*) und verwandte Laute weiterer Soricidae. — Z. Säugetierk. 43: 330—336.

Hutterer, R.: Occurrence of the European free-tailed bat *Tadarida teniotis* on Hierro, Canary Islands. — Afr. Small Mammal Newsl. 3: 6—7.

Joger, U.: Zur Ökologie und Verbreitung wenig bekannter Agamen Westafrikas (Reptilia: Sauria: Agamidae). — Salamandra 15: 31—52. (*)

Klaver, C. J.: A review of *Brookesia* systematics with special reference to lung morphology (Reptilia: Sauria: Chamaeleonidae). — Bonn. zool. Beitr. 30: 162—175. (*)

Klockenhoff, H.: Populationsstudien an Tierläusen (Phthiratera) II. *Myrsidea cornicis* (De Geer 1778) (Menoponidae: Amblycera). — Bonn. zool. Beitr. 30: 410—430.

Klockenhoff, H., G. Schirmers & M. Zysk: Populationsstudien an Tierläusen (Phthiraptera) I. *Myrsidea obovata* (Piaget, 1880) (Menoponidae: Mallophaga) — Bonn. zool. Beitr. 30: 204—216.

Nagel, P.: Metrische Untersuchungen an *Paussus thomsoni* Reiche (Carabidae Paussinae). — Ent. Bl. Schweiz 74: 140—144. (*)

Schedl, K. E.: Eine Scolytoidea-Ausbeute aus Kamerun. 343. Beitrag zur Morphologie und Taxonomie der Scolytoidea. — Bonn. zool. Beitr. 30: 451—453. (*)

Vienna, P.: Un nuovo *Hypocaccus* (s. str.) dell'Africa del sud-ovest (Namibia) (Coleoptera Histeridae). — Lavori-Soc. Ven. Sc. Nat. 4: 45—47. (*)

1980

Baars, W. & R. van den Elzen: Wiederholte Zucht des Weißbauchgirlitz, *Ochrospiza d. dorsostriata*. — Gefied. Welt 104: 3—5.

Böhme, W. & C. J. Klaver: The systematic status of *Chamaeleo kinetensis* Schmidt, 1943, (Sauria: Chamaeleonidae) from the Imantong Mountains, Sudan, with comments on lung and hemipenial morphology within the *C. bitaeniatus*-group. — Amphibia-Reptilia 1: 3—17.

Böhme, W. & H. Meier: Revision der madagassischen *Homopholis* (*Blaesodactylus*)-Arten (Sauria: Gekkonidae). — Senckenberg. biol. 60: 303—315.

Elzen, P. van den: Die Schlangen Südwest-Afrikas in der Herpetologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig in Bonn. — Bonn. zool. Beitr. 31: 333—356. (*)

Hutterer, R.: Zur Systematik und Verbreitung der Soricidae Äthiopiens (Mammalia; Insectivora). — Bonn. zool. Beitr. 31: 217—247.

Hutterer, R. & P. D. Jenkins: A new species of *Crocidura* from Nigeria (Mammalia: Insectivora). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 39: 305—310.

Joger, U.: Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. — Amphibia- Reptilia 1: 137—147.

Louette, M: The populations of *Nectarinia preussi* in the Cameroon montane area. — Proc. IV Pan-Afr. orn. Congr. 9—16. (*)

Meier, H.: Drei wenig bekannte Schlangen aus Madagaskar. — Aquarium 14: 483—485. (*)

Meier, H.: Zur Taxonomie und Ökologie der Gattung *Phelsuma* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) auf den Komoren, mit Beschreibung einer neuen Art. — Bonn. zool. Beitr. 31: 323—332. (*)

Schlawe, L.: Zur geographischen Verbreitung der Ginsterkatzen, Gattung *Genetta* G. Cuvier, 1816. — Faun. Abh. staatl. Mus. Tierkde Dresden 7: 147—161. (*)

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen: Relations biométriques dans le groupe spécifique *Lemniscomys striatus* (Mammalia, Muridae). — Mammalia 44: 74—82. (*)

Vesmanis, I. E.: Über den Wanderigel, *Erinaceus algirus* Lereboullet 1842, von Djerba (Tunesien) (Mammalia: Insectivora: Erinaceidae). — Bonn. zool. Beitr. 31: 207—215. (*)

Vörckel, K.: Ausdruckserscheinungen und Aktivitätsmuster bei der Buschveld-Elefantenspitzmaus (*Elephantulus intufi*). — 72 S., Diplomarb. Univ. Bonn. (*)

1981

Aspöck, U. & H. Aspöck: Das Genus *Podallea* Navás, 1936 (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Z. ArbGem. öst. Ent. 32: 81—96. (*)

Back, H.-E.: Beitrag zur Faunistik und Zoogeographie der Lepidopteren in der östlichen Sahara. — Nota lepid. 4: 111—124.

Basilewsky, P.: Révision des genres *Piezia* Brulle et *Trichopiezia* Negre. — Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique Annales Ser. 8, Sci. Zool. 234: 75pp. (*)

Batten, R.: *Mordellina (Mordellina) roeri* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 32: 346. (*)

Böhme, W. & C. J. Klaver: Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier, 1899 (Sauria: Chamaeleonidae). — Amphibia-Reptilia 1: 313—328.

Böhme, W., W. Bischoff, H.-K. Nettmann, S. Rykena & J. Freundlich: Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32: 157—166.

Busse, K.: Revision der Farbmuster-Variabilität in der madagassischen Gattung *Mantella* (Salientia: Ranidae). — Amphibia-Reptilia 2: 23—42.

Eisentraut, M.: Ergänzende Untersuchungen am Gaumenfaltenmuster der Säugetiere. — Z. Säugetierk. 46: 79—89.

Elzen, R. van den: Zwei Bastarde Mozambikgirlitz (*Ochrospiza mozambica caniceps*) x Angolagirlitz (*Ochrospiza a. atrogularis*); Aves, Carduelidae. — Bonn. zool. Beitr. 32: 127—135.

Elzen, R. van den: Brutverhalten afrikanischer Girlitze und ihre Systematik. — Voliere 4: 102—104.

Elzen, R. van den & W. Baars: Ernährung von sechs südafrikanischen Girlitzarten. — Gefied. Welt 105: 62—63, 82—84.

Frazier, J. & G. Peters: The call of the Aldabra tortoise (*Geochelone gigantea*) (Reptilia, Testudinidae). — Amphibia-Reptilia 2: 165—179.

Groves, C. P.: Notes on the gazelles 3. The Dorcas gazelles of North Africa. — Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria 83: 455—471. (*)

Hutterer, R.: *Crocidura manengubae* n. sp. (Mammalia: Soricidae), eine neue Spitzmaus aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 32: 241—248.

Hutterer, R.: Nachweis der Spitzmaus *Crocidura roosevelti* für Tanzania. — Stuttg. Beitr. Naturk., Ser. A, 342: 1—9.

Hutterer, R: Range extension of *Crocidura smithii*, with description of a new subspecies from Senegal. — Mammalia 45: 388—391.

Hutterer, R. & F. Dieterlen: Weitere Erstnachweise von Kleinsäugerarten für den Sudan. — Afr. Small Mammal Newsl. 6: 1—3.

Joger, U.: Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 32: 297—340.

Klaver, C. J.: Lung-morphology in the Chamaeleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. — Z. Zool. Syst. EvolForsch. 19: 36—58. (*)

Klockenhoff, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Rabenvögeln (Corvidae) — II. — Bonn. zool. Beitr. 32: 195—219.

Kudrna, O.: An annotated list of the butterflies named by Colin W. Wyatt (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). — Bonn. zool. Beitr. 32: 221—236.

Meier, H.: *Phelsuma robertmertensi*, ein neuer Taggecko. — herpetofauna 2: 6—8. (*)

Roer, H.: Weitere Untersuchungen zur Anpassung des Namibwüstenkäfers *Onymacris r. rugatipennis* (Haag 1875, Col., Tenebrionidae, Adesmiini) an das Trockenflußbett des Kuiseb in Südwestafrika. — Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 3: 218—222.

Schlawe, L.: Material, Fundorte, Text- und Bildquellen als Grundlagen für eine Artenlsite zur Revision der Gattung *Genetta* G. Cuvier, 1816 (Mammalia, Carnivora, Viverridae). — Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde, Dresden 37: 85—182. (*)

Schuchmann, K.-L. & H. Schnaible: Zur Biologie und Haltung von Schmätzerdrosseln (Turdinae). — Voliere 4: 110—114.

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 1. Die *Nothobranchius orthonotus*-Artengruppe. — Aquar. Mag. 15: 330—333. (*)

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 2. Die *Nothobranchius guentheri*- Artengruppe. — Aquar. Mag. 15: 646—655. (*)

Wolters, H. E.: Die systematische Stellung des Dornastrilds, *Aegintha temporalis* (Latham) (Aves, Estrildidae). — Bonn. zool. Beitr. 32: 137—144.

1982

Bischoff, W.: Zur Frage der taxonomischen Stellung europäischer und nordwestafrikanischer Perleidechsen (Sauria, Lacertidae, *Lacerta lepida*-Gruppe). — Amphibia — Reptilia 2: 357—367.

Bischoff, W.: Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Böhme, W.: Ein neues Chamäleon aus Tanzania, mit Bemerkungen über Mimese bei Echsen (Reptilia: Sauria). — Bonn. zool. Beitr. 33: 349—361.

Böhme, W. & H. Meier: Eine neue Form der *madagascariensis*-Gruppe der Gattung *Phelsuma* von den Seychellen (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 17: 12—19.

Eisentraut, M.: Im Schatten des Mongo-ma-loba. — Verlag B. Busse, 1—241.

Elzen, R. van den: Nachzucht beim Weißkehlgirlitz (*Crithagra albogularis*). — Zool. Garten N.F. 52: 253—256.

Heim de Balsac, H. & R. Hutterer: Les Soricidae (Mammifères Insectivores) des îles du Golfe de Guinée: faits nouveaux et problèmes biogéographiques. — Bonn. zool. Beitr. 33: 133—150.

Hutterer, R. & U. Joger: Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 33: 119—132.

Hutterer, R., G. S. Jones, O. L. Rossolimo, R. G. Van Gelder & S. Wang: Family Soricidae. pp. 67—102 in: Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference (Eds. Honacki, J.H., K.E. Kinman & J.W. Koeppl). — 694 pp. Lawrence, Kansas.

Joger, U.: Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr. 33: 313—342.

Joger, U.: Recherches scientifiques dans les Parcs Nationaux du Sénégal. XIII. Premières recherches sur l'herpétofaune du Parc National des îles de la Madeleine. — Mém. Inst. Fond. Afr. noire 92: 171—175.

Joger, U.: Recherches scientifiques dans les Parcs Nationaux du Sénégal. XIV. Quatre lézards nouveaux pour la faune du Parc National du Niokolo-Koba. — Mém. Inst. Fond. Afr. noire 92: 177—183.

Klockenhoff, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 33: 407—411.

Lehmann, E. von: Einige Bemerkungen zur Streifung, Scheckung und Tigerung des Hausesels (*Equus (Asinus) asinus* L.). — Bonn. zool. Beitr. 33: 237—247.

Meier, H.: Zur Taxonomie und Ökologie der Gattung *Phelsuma* auf den Seychellen, mit Nachträgen zu dieser Gattung auf den Komoren (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 18: 49—55. (*)

Nagel, P.: Die Fühlerkäfer Kameruns (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Bonn. zool. Beitr. 33: 383—406. (*)

Nöthen, D.: Putz- und Komfortverhalten bei der Buschveld- Elefantenspitzmaus *Elephantulus intufi*. — Zool. Beitr. N.F. 28: 17—32. (*)

Perret, J.-L.: Le sous-genre *Leptosiaphos* (Lacertilia, Scincidae) et ses implications. — Bull. Soc. Sci. nat. Neuchâtel 105: 107—121. (*)

Roer, H.: Zum Vorkommen und Beutefangverhalten des Sandlaufkäfers *Mantichora latipennis* Waterh. (Col.: Cicindelidae) in Südwestafrika/ Namibia. — SWA wiss. Ges. Journal 38: 87—93.

Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). — Bonn. zool. Monogr. 16: 1—167. (*)

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 3. Die übrigen *Nothobranchius*-Arten des tansanischen Küstentieflandes. — Aquar. Mag. 16: 492—500. (*)

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 4. Die *Nothobranchius*-Arten des ostafrikanischen Hochlandes. — Aquar. Mag. 16: 564—569. (*)

Seegers, L.: *Roloffia banforensis* spec. nov. aus Obervolta. — Aquar.- u. Terrar.-Z. 35: 448—454. (*)

1983

Classen, H.: Vergleichende Untersuchungen an Schädeln von Girlitzen (Gattung *Serinus*). — Schriftl. Hausarbeit, Univ. Bonn. (*)

Dieterlen, F.: Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia). — Bonn. zool. Beitr. 34: 73—106. (*)

Elzen, P. van den: Zur Herpetofauna des Brandberges, Südwest-Afrika. — Bonn. zool. Beitr. 34: 293—309. (*)

Elzen, P. van den & R. van den Elzen: Vogelbeobachtungen im Erongo, Südwestafrika (Namibia). — Trochilus 4: 36—40. (*)

Elzen, R. van den & P. van den Elzen: Der Kap- Honigfresser (*Promerops cafer* Linné, 1758). — Trochilus 4: 101—105.

Elzen, R. van den & C. König: Vögel des (Süd-)Sudan: taxonomische und tiergeographische Bemerkungen. — Bonn. zool. Beitr. 34: 149—196.

Frieser, R.: Neue und bemerkenswerte afrikanische Anthribiden (Coleoptera: Anthribiidae). — Revue zool. afr. 97: 107—127. (*)

Hutterer, R.: Taxonomy and distribution of *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865). — Mammalia 47: 221—227.

Hutterer, R.: *Crocidura grandiceps*, eine neue Spitzmaus aus Westafrika. — Revue suisse Zool. 90: 699—707.

Hutterer, R.: Über den Igel (*Erinaceus algirus*) der Kanarischen Inseln. — Z. Säugetierk. 48: 257—265.

Hutterer, R. & D. C. D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Monogr. 18: 1—79.

Hutterer, R. & P. D. Jenkins: Species-limits of *Crocidura somalica* Thomas, 1895 and *Crocidura yankariensis* Hutterer and Jenkins, 1980 (Insectivora: Soricidae). — Z. Säugetierk. 48: 193—201.

Hutterer, R. & D. Kock: Spitzmäuse aus den Nuba- Bergen Kordofans, Sudan. — Senckenberg. biol. 63: 17—26.

Joger, U.: Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilila: Gekkonidae). — Diss. Univ. Marburg, 225 S. + sep. Appendixteil.

Joger, U. & W. Bischoff: Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34: 459—468.

Krapp, F.: Pantopoden aus Nordwestafrika (Pycnogonida). — Bonn. zool. Beitr. 34: 405—416.

Meier, H.: Neue Ergebnisse über *Phelsuma lineata pusilla* Mertens, 1964, *Phelsuma bimaculata* Kaudern, 1922 und *Phelsuma quadriocellata* (Peters, 1883), mit Beschreibung von zwei neuen Unterarten. — Salamandra 19: 108—122. (*)

Roer, H.: Aktionsraum und Anpassungsphänomene des Dünenkäfers *Onymacris laeviceps* Gebien (Co.: Tenebrionidae, Adesmiini) in der Namibwüste. — Bonn. zool. Beitr. 34: 357—369.

Seegers, L.: Zur Verbreitung und Systematik von *Nothobranchius eggersi* und verwandter Formen. Ichthyologische Ergebnisse aus Tanzania, III. — Aquar.- u. Terrar.-Z. 36: 173—178. (*)

Seegers, L.: Zum Vorkommen von *Ctenopoma* in Tanzania. Ichthyologische Ergebnisse aus Tanzania, IV. — Aquar.- u. Terrar.-Z. 36: 208—212. (*)

Wittmer, W.: Beitrag zu einer Revision der Gattung *Themus* Motsch. (Coleoptera: Cantharidae). — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 31/32: 189—239. (*)

Wolters, H. E.: Zur Systematik einiger Passeres aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 34: 279—291.

1984

Bischoff, W.: Bemerkungen über die endemische Echsenfauna der Kanarischen Inseln. — Sauria 6: 5—11.

Biström, O. & G. Wewalka: *Hydroglyphus roeri* n. sp. from Namibia (Coleoptera, Dytiscidae). — Bonn. zool. Beitr. 35: 285—287. (*)

Böhme, W. & W. Bischoff: Amphibien und Reptilien. In Rheinwald, G. (Hersg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. — Bonn. zool. Monogr. 19: 151—213.

Böhme, W., W. Bischoff:, H.-K. Nettmann, S. Rykena & J. Freundlich: Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 35: 157—166.

Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei Schliefern, Elefanten und Sirenen. — Bonn. zool. Beitr. 35: 29—37.

Elzen, R. van den: Was ist *Poliospiza erlangeri* Reichenow, 1905? — Bonn. zool. Beitr. 35: 103—106.

Elzen, R. van den & W. Baars: Biologie und Haltung des Pirolgimpels (*Linurgus olivaceus* (Fraser, 1842)), (Carduelidae). — Trochilus 5: 120: 123.

Elzen, R. van den & P. van den Elzen: Freilandbeobachtungen an Graunackengirlitzen im Kapland (*Serinus canicollis*). — Gefied. Welt 108: 318—320.

Goodman, S.: The validity and relationships of *Prinia gracilis natronensis* (Aves: Sylviidae). — Proc. Biol. Soc. Wash. 97: 1—11. (*)

Hutterer, R.: Säugetiere, in: G. Rheinwald (Hrsg.), Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. — Bonn. zool. Monogr. 19: 9—48.

Hutterer, R.: Status of some African *Crocidura* described by Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, Carl J. Sundevall and Theodor von Heuglin. — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 237: 207—217.

Hutterer, R. & F. Dieterlen: Zwei neue Arten der Gattung *Grammomys* aus Äthiopien und Kenia (Mammalia: Muridae). — Stuttg. Beitr. Naturk., Ser. A, 374: 1—18.

Joger, U.: Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. 35: 129—174.

Joger, U.: The Venomous Snakes of the Near and Middle East. — Beih. Tübinger Atlas Vord. Orients, Reihe A (Naturwiss.) 12: 1—115.

Joger, U.: Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

Joger, U.: Die Radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg 71: 91—111.

Klockenhoff, H.: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae). — II. — Bonn. zool. Beitr. 35: 269—284.

Lawson, W. J.: The West African mainland forest dwelling population of *Batis*, a new species. — Bull. Br. Orn. Club 104: 144—146. (*)

Martín, A., R. Hutterer & G. B. Corbet: On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 35: 5—14.

Meier, H.: Ergebnisse zur Taxonomie und Ökologie einiger Arten und Unterarten der Gattung *Phelsuma* auf Madagaskar, gesammelt in den Jahren 1972 bis 1981, mit Beschreibung einer neuen Form (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 18: 168—190. (*)

Meier, H.: Zwei neue Formen der Gattung *Phelsuma* von den Komoren (Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 20: 32—38. (*)

Meier, H.: Sind Nachzuchterfolge bei *Uroplatus fimbriatus* (Schneider, 1797) möglich? — herpetofauna 6: 20—27. (*)

Moody, S. M. & W. Böhme: Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas. — Bonn. zool. Beitr. 35: 107—128.

Nebioss, A.: Reclassification of *Cupes* Fabricius (s. lat.) with description of new genera and species (Cupedidae: Coleoptera). — Systematic Entomology 9: 443—477. (*)

Prigogine, A.: Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. III. — Annls Mus. r. Afr. centr. Zool. Wet. 8(=hF8), 243: 1—146. (*)

Robbins, C. B., F. De Vree & V. Van Cakenberghe: A review of the systematics of the African bat genus *Scotophilus* (Vespertilionidae). — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 237: 25. (*)

Roer, H.: Dispersion dynamics of tenebrionids of the genus *Onymacris* (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini) in the Namib Desert. — SWA Wiss. Ges. 39: 65—69.

Seegers, L.: Zwei Formen der Gattung *Aplocheilichthys* Bleeker, 1863 aus dem Küstentiefland von Tanzania, mit der Wiederbeschreiung von *Aplocheilichthys kongoranensis* (Ahl, 1924) (Pisces: Cyprinodontidae: Procatopodinae). Ichthyologische Ergebnisse aus Tanzania, V. — Rev. Zool. afr. 98: 74—96. (*)

Seegers, L.: *Nothobranchius luekei* spec. nov., ein neuer Prachtgrundkärpfling aus Tanzania. Ichthyologische Ergebnisse aus Tanzania, VI. — Aquar.- u. Terrar.-Z. 37: 248—252. (*)

Seegers, L.: Leuchtaugenfische aus Tanzania. — Aquar. Mag. 18: 448—454. (*)

Vesmanis, I. E.: Zur Verbreitung von *Jaculus orientalis* Erxleben, 1777 und *Jaculus jaculus* (Linnaeus, 1758) in Tunesien (Mammalia, Rodentia, Dipodidae). — Zool. Abh. staatl. Mus. Tierk. Dresden 40: 59—65. (*)

1985

Braestrup, F. W. & R. Hutterer: *Grammomys macmillani tuareg* Braestrup, 1935: a junior synonym of *Praomys daltoni* (Thomas, 1892). — Z. Säugetierk. 50: 240—241.

Bischoff, W.: Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882) (Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. 36: 489—506.

Bischoff, W.: Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln. I. — VI. — herpetofauna 7(34): 11—22, 7(35): 27—34, 7(36): 13—21, 7(37): 15—24, 7(38): 11—21, 7(39): 11—24.

Bischoff, W.: Vorläufige Beschreibung der Eidechse der Kanareninsel Fuerteventura als *Gallotia atlantica mahoratae* ssp. n. — Salamandra 21: 46—54.

Bischoff, W.: *Lacerta (Timon) pater* Lataste. — Amph.-/ Rept.-Kartei: 29—30; Beilage zu Sauria 7.

Böhme, W.: Zoogeographical patterns of the lizard fauna of the African subsaharan savanna belt, with preliminary description of a new chamaeleon. — Proc. Int. Symp. Afr. Vert., Bonn (ZFMK): 471—478.

Böhme, W. & R. Hutterer: Symposium "Herpetologia Canariensis". — Bonn. zool. Beitr. 36: 233—235.

Böhme, W., R. Hutterer & W. Bings: Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen. — Bonn. zool. Beitr. 36: 337—354.

Elzen, R. van den: Systematics and evolution of African canaries and seedeaters (Aves: Carduelidae). — In: Proc. Int. Symp. Afr. Vert., Bonn (ZFMK): 435—451.

Gatter, W.: Ein neuer Bülbül aus Westafrika (Aves, Pycnonotidae). — J. Orn. 126: 155—161. (*)

Groh, K.: Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda). — Bonn. zool. Beitr. 36: 395—415. (*)

Hesse, G. H.: Interstadial competition for sites of attachment to hosts in a one-host reptile tick in Senegal. — Acarologia 26: 355—359. (*)

Hutterer, R.: Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Hutterer, R.: Anatomical adaptations of shrews. — Mammal Review 15: 43—55.

Hutterer, R. & W. Verheyen: A new species of shrew, genus *Sylvisorex*, from Rwanda and Zaire (Insectivora: Soricidae). — Z. Säugetierk. 50: 266—271.

Joger, U.: Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36: 307—314.

Joger, U.: The African gekkonine radiation — preliminary results, based on quantitative immunological comparisons of serum albumins. — Proc. Int. Symp. Afr. Vert., Bonn (ZFMK): 479—494.

Robbins, C. B., F. De Vree & V. Van Cakenberghe: A review of the systematics of the African bat genus *Scotophilus* (Vespertilionidae). — Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch. 246: 53—84. (*)

Schuchmann, K.-L. (Hrsg.): Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates. Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology. — Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn.

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 5. Die *Nothobranchius*-Arten Kenias, Somalias und des Sahelgürtels. — Aquar. Mag. 19: 45—50. (*)

Seegers, L.: Farbtupfer aus Ostafrika: Prachtgrundkärpflinge. 6. Die *Nothobranchius rachovii*-, *N. brieni*- und *N. kirki*-Formengruppe. — Aquar. Mag. 19: 148—152. (*)

Seegers, L.: Prachtgrundkärpflinge. Die Gattung *Nothobranchius*: Systematik, Vorkommen, Pflege und Zucht. — DKG-Journ., Suppl.heft 1: 1—48. (*)

Uhmann, G.: Anthiciden aus Namibia (Coleoptera; Anthicidae). — Bonn. zool. Beitr. 36: 177—183. (*)

Van Cakenberghe, & F. De Vree: Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). — Proc. Int. Symp. Afr. Vert., Bonn (ZFMK): 53—90. (*)

Van der Straeten, E.: Note sur *Hybomys basilii* Eisentraut, 1965. — Bonn. zool. Beitr. 36: 1—8. (*)

Vesmanis, I. E.: Kleinsäugetiere aus Algerien (Mammalia: Macroscelidea, Chiroptera, Carnivora, Rodentia). — Zool. Abh. staatl. Mus. Tierk., Dresden 40: 125—152. (*)

Wolters, H. E.: Species limits in some afrotropical Estrildidae (Aves: Passeriformes). — In: Proc. Int. Symp. Vert., Bonn (ZFMK): 425—434.

1986

Aspöck, U. & H. Aspöck: Das Genus *Lekrugeria* Navás (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae: Berothinae). — Z. ArbGem. öst. Ent. 37: 85—98. (*)

Biström, O.: Review of the genus *Hydroglyphus* Motschulsky (= *Guignotus* Houlbert) in Africa (Coleoptera, Dytiscidae). — Acta zool. fenn. 182: 56pp. (*)

Böhme, W. & F. Luttenberger: Beobachtungen an *Pamelaescincus gardineri* (Reptilia: Scincidae) auf den Seychellen. — Bonn. zool. Beitr. 37: 295—300.

Elzen, R. van den: Nachträge und Berichtigungen zum Typenkatalog der Ornithologischen Sammlung im Museum A. Koenig. — Bonn. zool. Beitr. 37: 209—210.

Elzen, R. van den & H. Classen: Seltene Girlitze aus Ost- und Südafrika. — Trochilus 7: 20—24.

Hutterer, R.: Diagnosen neuer Spitzmäuse aus Tansania (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Beitr. 37: 23—33.

Hutterer, R.: Synopsis der Gattung *Paracrocidura* (Mammalia: Soricidae), mit Beschreibung einer neuen Art. — Bonn. zool. Beitr. 37: 73—90.

Hutterer, R.: African shrews allied to *Crocidura fischeri*: taxonomy, distribution and relationships. — Cimbebasia, Ser. A, 8: 23—35.

Hutterer, R.: Eine neue Soricidengattung aus Zentralafrika (Mammalia: Soricidae). — Z. Säugetierk. 51: 257—266.

Hutterer, R. & F. Dieterlen: Zur Verbreitung und Variation von *Desmodilliscus braueri* Wettstein, 1916 (Mammalia: Rodentia). — Annln naturh. Mus. Wien 88/89 B: 213—221.

Klaver, C. J. & W. Böhme: Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. — Bonn. zool. Monogr. 22: 1—64.

Lutz, D., W. Bischoff & W. Mayer: Chemosystematische Untersuchungen zur Stellung von *Lacerta jayakari* Boulenger, 1887 sowie der Gattungen *Gallotia* Boulenger und *Psammodromus* Fitzinger (Sauria: Laertidae). — Z. zool. Syst. EvolForsch. 24: 144—157.

Malzacher, P.: Diagnostik, Verbreitung und Biologie der europäischen *Caenis*-Arten (Ephemeroptera: Caenidae). — Stuttg. Beitr. Naturk. 387 (A). (*)

Meier, H.: Der Formenkreis von *Phelsuma v-nigra* (Boettger, 1913) (Sauria: Gekkonidae) auf den Komoren: Beschreibung von zwei neuen Unterarten. — Salamandra 22: 11—20. (*)

Nagel, P.: Revision der *Paussus laevifrons*-Gruppe (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Zool. Jb. Syst. 113: 141—201. (*)

Perret, J. L.: Révision des espèces africaines du genre *Cnemaspis* Strauch, sous-genre *Ancylodactylus* Müller (Lacertilia, Gekkonidae), avec la description de quatre espèces nouvelles. — Revue suisse Zool. 93: 457—505. (*)

Prinzinger, R., I. Lübben & S. Jaeckel: Vergleichende Untersuchungen zum Energiestoffwechsel bei Kolibris und Nektarvögeln. — J. Orn. 127: 303—313. (*)

Roer, H.: Zur Anpassung des Schwarzkäfers *Onymacris unguicularis* (Haag) (Co.: Tenebrionidae, Adesmiini) an die Nebelzone der Namibwüste. — Bonn. zool. Beitr. 37: 143—154.

Schätti, B.: Morphologie und Systematik von *Coluber algirus* und *C. hippocrepis* (Reptilia: Colubridae). — Bonn. zool. Beitr. 37: 281—293. (*)

Schroeder, W.: Zur Brutbiologie afrikanischer Nektarvogelarten. — Trochilus 7: 122—128. (*)

Seegers, L: Beschreibung von *Nothobranchius rubripinnis* spec. nov. aus Tanzania. Ichthyologische Ergebnisse aus Tanzania, VII. — Aquar.- u. Terrar. Z. 39: 18—22. (*)

Seegers, L.: Die Fischfauna des Baringo-Sees in Kenia. — Aquar. Mag. 20: 239—244. (*)

Staeck, W. & L. Seegers: *Neolamprologus cylindricus* spec. nov. Beschreibung eines neuen Tanganjikacichliden aus dem südlichen Tansania und dem östlichen Sambia. — Aquar.- u. Terrar. Z. 39: 448—451. (*)

Van der Straeten, E. & R. Hutterer: *Hybomys eisentrauti*, une nouvelle espèce de Muridae du Cameroun (Mammalia, Rodentia). — Mammalia 50: 35—42.

1987

Böhme, W.: Seltene Reptilien aus dem Uzungwe-Gebirge, Süd- Tansania. — Herpetofauna 9: 27—34.

Böhme, W.: Zur Kenntnis von *Psammophis subtaeniatus* an seinem nordöstlichen Arealrand. — Salamandra 23: 84—89.

Böhme, W. & B. Schneider: Zur Herpetofaunistik Kameruns (III) mit Beschreibung einer neuen *Cardiglossa* (Anura: Arthroleptidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 241—263.

Elzen, R. van den, H. Nemeschkal & H. Classen: Morphoglogical varatiation of skeletal characters in the bird family Carduelidae: I. General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses. — Bonn. zool. Beitr. 38: 221—239.

Hutterer, R.: The species of *Crocidura* (Soricidae) in Morocco. — Mammalia 50: 521—534.

Hutterer, R.: Biogeographie der Spitzmäuse Afrikas — Erste Analysen. — Z. Säugetierk., Sonderheft 1987: 23—24.

Hutterer, R.: Biogeography of African shrews. — Afr. Small Mammal Newsl. 9: 9. Hutterer, R. & N. J. Dippenaar: A new species of *Crocidura* Wagler, 1832 (Soricidae) from Zambia. — Bonn. zool. Beitr. 38: 1—7.

Hutterer, R. & N. J. Dippenaar: *Crocidura ansellorum*, emended species name for a recently described African shrew. — Bonn. zool. Beitr. 38: 269.

Hutterer, R., L. F. López-Jurado &. P. Vogel: The shrews (Soricidae) of the eastern Canary Islands: a new species. — J. Nat. Hist. 21: 1347—1357.

Hutterer, R., E. Van der Straeten & W. N. Verheyen: A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical considerations on African Soricidae. — Bonn. zool. Beitr. 38: 155—172.

Nikolaus, G.: Distribution atlas of Sudan's birds with notes on habitat and status. — Bonn. zool. Monogr. 25: 1—322. (*)

Peters, G.: Gegenseitige Fellpflege (Grooming) bei zwei Meerkatzenarten, *Cercopithecus aethiops* und *Cercopithecus mitis*, im Freiland. — Z. Kölner Zoo 30: 51—55.

Peters, G.: Bioakustische Angaben. — In: Pintak, T.: Zur Kenntnis des Tomatenfrosches *Dyscophus antongili* (Grandidier, 1877). — Salamandra 23: 110—112.

Schuchmann, K.-L.: Evolutionsbiologische Betrachtungen zur Körpermasse bei Blumenvögeln. — In: Peters, S.D. & W. Wiltschko: Aspekte der Ornithologie. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 97: 107—113.

Seegers, L.: Ein neuer Haplochromisverwandter aus Ostafrika sowie einige Bemerkungen zur Fischfauna des Viktoriasees. — Aquar. Terrar. Z. 40: 263—267. (*)

Uhmann, G.: Anthiciden aus Namibia II (Coleoptera; Anthicidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 59—64. (*)

Wolters, H. E.: Zur Stammesgeschichte afrikanischer Prachtfinken. — Trochilus 8: 46—60.

1988

Angermann, R. & A. Feiler: Zur Nomenklatur, Artabgrenzung und Variabilität der Hasen (Gattung *Lepus*) im westlichen Afrika (Mammalia, Lagomorpha, Leporidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde Dresden 43: 149—167. (*)

Biström, O.: Generic review of the Bidessini (Coleoptera, Dytiscidae). — Acta Zool. Fenn. 184: 1—41. (*)

Böhme, W.: Zur Genitalmorphologie der Sauria: funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. — Bonn. zool. Monogr. 27: 1—176.

Dieterlen, F. & E. Van der Straeten: Deux nouveaux spécimens de *Lamottemys okuensis* Petter, 1986 du Cameroun (Muridae: Rodentia). — Mammalia 52: 379—385. (*)

Fritsch, E. & K.-L. Schuchmann: The musculus splenius capitis of hummingbirds *Nectarinia superba* (Trochilidae). — Ibis 130: 124—132.

Hebauer, F.: Hydrophiloidea aus Namibia (Coleoptera; Hydrophilidae, Spercheidae). — Bonn. zool. Beitr. 39: 153—161. (*)

Hutterer, R., N. López-Martínez & J. Michaux: A new rodent from Quaternary deposits of the Canary Islands and its relationships with Neogene and Recent murids of Europe and Africa. — Palaeovertebrata 18(4): 241—262, 2 pl.

Klaver, C. J. & W. Böhme: Systematics of *Bradypodion tenue* (Matschie, 1892) (Sauria: Chamaeleonidae) with a description of a new species from the Uluguru and Uzungwe Mountains, Tanzania. — Bonn. zool. Beitr. 39: 381—393.

Nilson, G. & C. Andrén: *Vipera lebetina transmediterranea*, a new subspecies of viper from North Africa, with remarks on the taxonomy of *Vipera lebetina* and *Vipera mauritanica* (Reptilia: Viperidae). — Bonn. zool. Beitr. 39: 371—379. (*)

Pasteur, G., P. F. Keymar & J.-L. Perret: Canarian skink systematics, contrasting insular diversifications within a species subgroup, an introduction. — Ecole Pratique des Hautes Etudes, Memoires et Travaux de l'Institut de Montpellier 18: 1—42. (*)

1989

Becker, H.-O., W. Böhme & S. F. Perry: Die Lungenmorphologie der Warane (Reptilia: Varanidae) und ihre systematisch-stammesgeschichtliche Bedeutung. — Bonn. zool. Beitr. 40: 27—56.

Böhme, W. & G. Nikolaus: Herpetological specimens from the Gotel Mountains and Mambilla Plateau, Nigeria. — Tauraco Research Report 1: 28—30.

Böhme, W., G. Schmitz & J. Messer: Erster Nachweis der Gattung *Telescopus* für die Schlangenfauna Marokkos. — Salamandra 25: 73—76.

Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei einigen madagassischen Viverriden und ein Vergleich mit festländischen Vertretern. — Bonn. zool. Beitr. 40: 79—84.

Eisentraut, M. & W. Böhme: Gibt es zwei Elefantenarten in Afrika? — Zeitschrift des Kölner Zoo 32: 61—68.

Hutterer, R.: Distribution of *Tadarida teniotis* in the Canary Islands. — Myotis 27: 157—160.

Hutterer, R.: Neue Säugetiere von den Kanarischen Inseln. — Z. Säugetierk. 54, Sonderheft: 24.

Hutterer, R., H. von Issendorff & K.-H. Lampe: Museum Alexander Koenig: 100 Jahre zoologische Forschung in Afrika. Verzeichnis der Publikationen von 1888 bis 1988. — Vorabdruck anläßlich des International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics, Bonn, 5.—8. Juni 1989. 52 pp.

Joger, U. & W. Bischoff: Erste Ergebnisse einer herpetologischen Forschungsreise nach Nordwest-Afrika. — Tier und Museum 1: 99—106.

Molina, O. M. & R. Hutterer: A cryptic new species of *Crocidura* from Gran Canaria and Tenerife, Canary Islands (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Beitr. 40: 85—97.

Peters, G. & W. C. Wozencraft: Acoustic communication in fissiped carnivores. — pp. 14—56 in: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution (J.L. Gittleman ed.). Cornell University Press, Ithaka, N.Y.

Prinzinger, R., I. Lübben & K.-L. Schuchmann: Energy metabolism and body temperature in 13 sunbird species (Nectariniidae). — Comp. Biochem. Physiol. 92A: 393—402.

Roer, H.: Namibkäfer als Überlebenskünstler. — Tier und Museum 1(3): 67—71.

Schmidt, W., F. W. Henkel & W. Böhme: Zur Haltung und Fortpflanzungsbiologie von *Brookesia stumpffi* Boettger, 1894 (Sauria: Chamaeleonidae). — Salamandra 25: 14—20.

1990

Böhme, W. & M. Eisentraut: Zur weiteren Dokumentation des Zwergelefanten (*Loxodonta pumilio* Noack, 1906). — Z. Köln. Zoo 33: 153—158.

Böhme, W. & C. Klaver: Zur Kenntnis von *Bradypodion uthmoelleri* (Müller, 1938). — Salamandra 26: 260—266.

Elzen, R. van den, H. Classen & R. Schon: Seltene Finkenvögel (I): Der Gelbbrustgirlitz, *Ochrospiza citrinipectus*. — Trochilus 11: 35—66.

Fain, A. & G. Rack: *Echinonyssus molinae* sp. n. (Acari, Laelapidae) parasitic on the shrew *Crocidura osorio* Molina & Hutterer, 1989 in Gran Canaria. — Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg 10(138): 11—18. (*)

Hutterer, R.: Recent and fossil slugs of the genus *Parmacella* in the Canary Islands, with the description of three new species (Pulmonata: Parmacellidae). — Arch. Molluskenkunde 120: 73—93.

Hutterer, R.: A new Canarian *Theba* (Gastropoda: Helicidae) with African affinities. — Schriften zur Malakozoologie 3: 1—6.

Hutterer, R. & A. Dudu: Redescription of *Crocidura caliginea*, a rare shrew from northeastern Zaire. — J. Afr. Zool. 104: 305—311.

Hutterer, R. & L. F. López-Jurado: Vocalization in *Crocidura canariensis* (Mammalia: Soricidae). — Vieraea 18: 99—102.

Hutterer, R. & M. Tranier: The immigration of the Asian house shrew *Suncus murinus* into Africa and Madagascar. — pp. 309—319 in: Vertebrates in the Tropics (G. Peters & R. Hutterer, eds.), Museum Alexander Koenig, Bonn.

Hutterer, R. & D. W. Yalden: Two new species of shrews from a relic forest in the Bale Mountain, Ethiopia. — pp. 63—72 in: Vertebrates in the Tropics (G. Peters & R. Hutterer, eds.), Museum Alexander Koenig, Bonn.

Klaver, C. & W. Böhme: Clarification of the taxonomic status of a host of two new *Plasmodium* species. — Int. J. Parasitol. 20: 693.

Lang, M. & W. Böhme: A new species of the *Zonosaurus rufipes*-complex (Reptilia: Squamata: Gerrhosauridae), from Northern Madagascar. — Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 59: 163—168.

Meier, H. & W. Böhme: Notes on habitat selection and colouration in life of *Phelsuma borbonica* Cheke, 1975 (Reptilia: Gekkonidae). — Brit. Herpetol. Soc. Bull. 33: 4—8.

Nemeschkal, H. & R. van den Elzen: Funktionskreise im Skelettsystem der Carduelíden — ein morphometrischer Ansatz. — In: Elzen, R. van den, K. Schmidt- Koenig & K.-L. Schuchmann (Hrsg.) Proc. Int. 100. DOG meeting, Current Topics Avian Biol., Bonn 1988: 37—43.

Peters, G. & R. Hutterer (eds): Vertebrates in the Tropics. Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics. — 424 pp., Museum Alexander Koenig, Bonn.

Pintak, T. & W. Böhme: *Mantella crocea* sp. n. (Anura: Ranidae: Mantellinae) aus dem mittleren Ost-Madagaskar. — Salamandra 26: 58—62.

Roer, H.: Zur Biologie der Namibwüstenkäfer *Onymacris hottentota* (Peringuey) und *O. lobicollis* (Fairmaire) (Col.: Tenebrionidae, Adesmiini). — Verh. westd. Entom. Tag 1989, Düsseldorf: 43:54.

1991

Böhme, W.: Artbildung bei Waranen (Sauria: Varanidae). — Mitt. zool. Mus. Berlin 67: 81—83.

Böhme, W.: New findings on the hemipenial morphology of monitor lizards and their systematic implications. — Mertensiella 2: 42—49.

Elzen, R. van den & H. Nemeschkal: Radiation in African canaries (Carduelidae): A comparison of different classificatory approaches. — Acta XX. Congr. Intern. Orn. Christchurch 1990: 459—467.

Gruschwitz, M., S. Lenz & W. Böhme: Zur Kenntnis der Herpetofauna von Gambia (Westafrika). Teil 1: Einführung, Froschlurche (Amphibia, Anura), Schildkröten (Reptilia, Chelonia), Krokodile (Crocodylia) und Echsen (Sauria). — Herpetofauna 13: 13—22.

Gruschwitz, M., S. Lenz & W. Böhme: Zur Kenntnis der Herpetofauna von Gambia (Westafrika). Teil 2: Schlangen (Reptilia, Serpentes), herpetofaunistische Bewertung. — Herpetofauna 13: 27—34.

Hutterer, R.: Remarks on a presumed record of *Felis margarita* from Tenerife, Canary Islands. — Vieraea 19: 169—174.

Hutterer, R.: Variation and evolution of the Sicilian shrew: Taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Beitr. 42: 241—151.

Hutterer, R.: Spitzmäuse aus altägyptischen Gräbern: historische, systematische und biogeografische Aspekte. — Z. Säugetierk.(S) 56: 20—21.

Hutterer, R. & K. Groh: Two new species of *Cryptella* (Gastropoda: Parmacellidae) from Lanzarote and Alegranza, Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 42: 339—352.

Hutterer, R., P. D. Jenkins & W. N. Verheyen: A new forest shrew from southern Tanzania. — Oryx 25: 165—168.

Meier, H. & W. Böhme: Zur Arealkunde von *Phelsuma madagascariensis* (Gray, 1831) anhand der Museumssammlungen A. Koenig und Senckenberg, mit Bemerkungen zur Variabilität von *P. m. kochi* Mertens, 1954. — Salamandra 27: 143—151.

Michaux, J., R. Hutterer & N. López-Martínez: New fossil faunas from Fuerteventura, Canary Islands: Evidence for a Pleistocene age of endemic rodents and shrews. — C. R. Acad. Sci. Paris 312, Sér. II: 801—806.

Speidel, W. & M. Hassler: Die Schmetterlingsfauna der südlichen algerischen Sahara, 1. Nachtrag. — Nachr. entomol. Ver. Apollo. N.F. 12(2): 121—135.

Speidel, W. & W. Schmitz: Eine neue Wachsmotte (Lep., Pyralidae, Galleriinae) aus der West-Paläarktis. — Bonn. zool. Beitr. 42: 217—222.

Ulrich, H.: Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea). — Bonn. zool. Beitr. 42: 187—216.

R. Hutterer, H. von Issendorff, K.-H. Lampe, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-5300 Bonn 1.

Autorenindex

Abs, M. 486
Amtmann, E. 488
Andrén, C. 499
Angermann, R. 499
Angermann, R. & A. Feiler 499
Aspöck, H. 493, 498
Aspöck, U. 493, 498
Aspöck, U. & H. Aspöck 493, 498
Baars, W. 493, 494, 496
Baars, W. & R. van den Elzen 493
Back, H.-E. 490—493
Baraud, J. 487, 488
Barloy, J.-J. 488
Basilewsky, P. 488, 493
Batten, R. 494
Bauer, K. 486
Bauer, K. & J. Niethammer 486
Becker, H.-O. 500
Becker, H.-O., W. Böhme & S. F. Perry 500
Bings, W. 491, 497
Bischoff, W. 491, 492, 494, 496—498, 500
Bischoff, W., H.-K. Nettmann & S. Rykena 492
Biström, O. 496, 498, 499
Biström, O. & G. Wewalka 496
Boetticher, H. von 484
Böhme, W. 490—494, 496—501
Böhme, W. & W. Bings 491
Böhme, W. & W. Bischoff 491, 496
Böhme, W., W. Bischoff, H.-K. Nettmann, S. Rykena & J. Freundlich 494
Böhme, W. & M. Eisentraut 500
Böhme, W. & R. Hutterer 492, 497
Böhme, W., R. Hutterer & W. Bings 497
Böhme, W. & C. J. Klaver 493, 494, 500
Böhme, W. & F. Luttenberger 498
Böhme, W. & H. Meier 493, 494
Böhme, W. & G. Nikolaus 500
Böhme, W. & B. Schneider 499
Braestrup, F. W. 497
Braestrup, F. W. & R. Hutterer 497
Breuning, S. von 486, 487
Buchholz, K. F. 485—487
Busse, K. 494
Clancey, P. A. 488—490
Classen, H. 495, 498—500
Corbet, G. B. 496
De Vree, F. 497
Dieterlen, F. 488, 491, 492, 494—496, 498, 499
Dieterlen, F. & E. Van der Straeten 499
Dippenaar, N. J. 499
Dudu, A. 500
Eichler, W. 485
Eisentraut, M. 485—492, 494, 496, 500
Eisentraut, M. & W. Böhme 500
Eisentraut, M. & F. Dieterlen 488
Elzen, P. van den 491—493, 495, 496
Elzen, P. van den & R. van den Elzen 491, 495
Elzen, P. van den & D. A. Kreulen 493
Elzen, P. van den & A. Raynaud 492
Elzen, R. van den 491—501
Elzen, R. van den & W. Baars 493
Elzen, R. van den & H. Classen 493, 494, 496
Elzen, R. van den, H. Classen & R. Schon 500
Elzen, R. van den & P. van den Elzen 495, 496
Elzen, R. van den & C. König 495
Elzen, R. van den & H. Nemeschkal 501
Elzen, R. van den, H. Nemeschkal & H. Classen 499
Elzen, R. van den & H. E. Wolters 492
Endrödi, S. 488, 490—492
Esben-Petersen, P. 483
Fain, A. 500
Fain, A. & G. Rack 500
Feiler, A. 499
Frazier, J. 494
Frazier, J. & G. Peters 494
Freundlich, J. 494
Frey, G. 481, 490
Frieser, R. 495
Fritsch, E. 499
Fritsch, E. & K.-L. Schuchmann 499
Gatter, W. 497
Gebhardt, M. 491
Goodman, S. 496
Groh, K. 497, 501
Groves, C. P. 494
Gruber, U. F. 481
Gruschwitz, M. 501
Gruschwitz, M., S. Lenz & W. Böhme 501
Hagen, B. 490
Happold, D. C. D. 495
Hassler, M. 501
Hebauer, F. 499
Heim de Balsac, H. 486, 488, 489, 491, 495
Heim de Balsac, H. & J.-J. Barloy 488
Heim de Balsac, H. & R. Hutterer 495
Hemmingson, A. M. 486
Hemmingsen, A. M., B. Mannheims & P. Nielsen 486
Henkel, F. W. 500
Herzig-Straschil, B. 493
Hesse, G. H. 497
Hieke, F. 489
Hill, J. E. 488
Hoesch, W. 484, 485
Hoesch, W. & E. von Lehmann 485
Hoesch, W. & G. Niethammer 484
Hubert, B. 492
Hubert, B. & W. Böhme 492
Hutterer, R. 492—501
Hutterer, R. & F. Dieterlen 494, 496, 498
Hutterer, R. & N. J. Dippenaar 499
Hutterer, R. & A. Dudu 500
Hutterer, F. & K. Groh 501
Hutterer, R. & D. C. D. Happold 495
Hutterer, R., H. von Issendorff & K.-H. Lampe 500
Hutterer, R. & P. D. Jenkins 493, 495
Hutterer, R., P. D. Jenkins & W. N. Verheyen 501
Hutterer, R. & U. Joger 495
Hutterer, R., G. S. Jones, O. L. Rossolimo,

R. van Gelder & S. Wang 495
Hutterer, R. & D. Kock 495
Hutterer, R. & L. F. López-Jurado 500
Hutterer, R., L. F. López-Jurado &. P. Vogel 499
Hutterer, R., N. López-Martínez & J. Michaux 499
Hutterer, R. & M. Tranier 500
Hutterer, R., E. Van der Straeten & W. N. Verheyen 499
Hutterer, R. & W. Verheyen 497
Hutterer, R. & P. Vogel 492
Hutterer, R. & D. W. Yalden 500
Immelmann, K. 489
Issendorff, H. von 500
Jaeckel, S. 498
Jenkins, P. D. 493, 495
Joger, U. 493—497, 500
Joger, U. & W. Bischoff 496
Jones, G. S. 495
Jordans, A. von 483, 484
Jordans, A. von & F. Neubaur 484
Kaszab, Z. 486
Keymar, P. F. 499
Klaver, C. J. 492—494, 498—500
Klaver, C. J. & W. Böhme 499, 500
Klockenhoff, H. 491, 493—496
Klockenhoff, H. & G. Schirmers 491
Klockenhoff, H., G. Schirmers & M. Zysk 493
Kock, D. 488, 492
Koenig, A. 482—484
Kolberg, H. 490
Kollmannsperger, F. 486
König, C. 495
Krapp, F. 490, 496
Krapp, F. & G. Lampe 490
Krauss, H. 482
Kreulen, D. A. 493
Kudrna, O. 494
Kumerloeve, H. 490
Laenen, J. 485
Lampe, G. 490
Lampe, K.-H. 500
Lang, M. 500
Lang, M. & W. Böhme 500
Lawson, W.J. 496
Lehmann, E. von 485—488, 490—492, 495
Lehmann, E. von & A. Radbruch 490
Lenz, S. 501
Le Roi, O. 483
López-Jurado, L. F. 499, 500
López-Martínez, N. 499, 501
Louette, M. 493
Lübben, I. 498
Lüling, K. H. 486, 488
Luttenberger, F. 498
Lutz, D. 498
Lutz, D., W. Bischoff & W. Mayer 498
Malzacher, P. 498
Mandl, K. 489
Mannheims, B. 484—487
Martín, A. 496
Martín, A., R. Hutterer & G. B. Corbet 496
Mayer, W. 498
Meier, H. 493—496, 498, 500, 501
Meier, H. & W. Böhme 500, 501
Mertens, R. 487, 488
Messer, J. 500
Michaux, J. 499, 501
Michaux, J., R. Hutterer & N. López-Martínez 501
Molina, O. M. 500
Molina, O. M. & R. Hutterer 500
Moody, S. M. 497
Moody, S. M. & W. Böhme 497
Müller, L. 483, 484
Nagel, P. 492, 493, 495, 498
Naurois, R. de 491
Naurois, R. de & H. E. Wolters 491
Nebioss, A. 497
Nemeschkal, H. 499, 500
Nemeschkal, H. & R. van den Elzen 500
Nettmann, H.-K. 492, 494
Neubaur, F. 484
Neumann, O. 482
Nielsen, P. 486
Niethammer, G. 484—489
Niethammer, G. & J. Laenen 485
Niethammer, G. & H. von Schwind 489
Niethammer, G., H. von Schwind & H. E. Wolters 487
Niethammer, G. & H. E. Wolters 488
Niethammer, J. 486, 487, 491
Nikolaus, G. 499, 500
Nilson, G. 499
Nilson, G. & C. Andrén 499
Nöthen, D. 495
Pasteur, G. 499
Pasteur, G., P. F. Keymar & J.-L. Perret 499
Perret, J.-L. 495, 498, 499
Perry, S. F. 500
Peters, G. 494, 499—501
Peters, G. & R. Hutterer 501
Peters, G. & W. C. Wozencraft 500
Pietschmann, V. 484
Pinhey, E. 489, 490
Pintak, T. 501
Pintak, T. & W. Böhme 501
Prigogine, A. 497
Prinzinger, R. 498, 500
Prinzinger, R., I. Lübben & S. Jaeckel 498
Prinzinger, R., I. Lübben & K.-L. Schuchmann 500
Rack, G. 500
Radbruch, A. 490
Raynaud, A. 492
Reichensperger, A. 483—485
Robbins, C. B. 497
Robbins, C. B., F. De Vree & V. Van Cakenberghe 497
Roer, H. 489—491, 494—498, 500
Roesler, U. 487—489
Roesler, U. & H. Walter 488
Rossolimo, O. L. 495
Rothe, P. 490
Rykena, S. 492, 494

Salvador, A. 495
Sauer, E. G. F. 489—492
Sauer, E. G. F. & P. Rothe 490
Sauer, E. G. F. & E. M. Sauer 489, 490, 492
Sauer, E. G. F., E. M. Sauer & M. Gebhardt 491
Sauer, E. M. 489, 490, 492
Schätti, B. 498
Schedl, K. E. 492, 493
Schifter, H. 491, 492
Schirmers, G. 491, 493
Schlawe, L. 493, 494
Schmidt, W. 500
Schmidt, W., F. W. Henkel & W. Böhme 500
Schmitz, G. 500
Schmitz, W. 501
Schnaible, H. 494
Schneider, B. 499
Schon, R. 500
Schroeder, W. 498
Schuchmann, K.-L. 494, 497, 499, 500
Schuchmann, K.-L. & H. Schnaible 494
Schweppenburg, H. Frhr. Geyr von 484
Schwind, H. von 487, 489, 490
Seegers, L. 494—499
Speidel, W. 501
Speidel, W. & M. Hassler 501
Speidel, W. & W. Schmitz 501
Staeck, W. 498
Staeck, W. & L. Seegers 498
Steinbacher, J. 485, 486, 496
Strand, E. 483
Theowald, B. 490
Thys van den Audenaerde, D. 487
Tranier, M. 500
Traylor, M. A. 488
Trewavas, E. 487
Uhmann, G. 498, 499
Ulrich, H. 501
Van Cakenberghe, V. 497
Van Cakenberghe, V. & F. De Vree 498
Van der Straeten, E. 493, 498, 499
Van der Straeten, E. & R. Hutterer 498
Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen 493
Van Gelder, R. 495
Verheyen, W. N. 493, 497, 499, 501
Vesmanis, I. E. 491, 493, 497, 498
Vienna, P. 493
Vogel, P. 492, 499
Vörckel, K. 493
Walter, H. 488
Wang, S. 495
Werner, F. 483
Wewalka, G. 491, 496
Wiebes, J. T. 488
Wittmer, W. 496
Wolf, H. 484
Wolters, H. E. 485—492, 494, 496, 498, 499
Wolters, H. E. & P. A. Clancey 489, 490
Wolters, H. E. & H. Hagen 490
Wolters, H. E. & K. Immelmann 489
Wolters, H. E., H. Kolberg & H. von Schwind 490
Wozencraft, W. C. 500
Yalden, D. W. 500
Zysk, M. 493

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 43, Heft 3, 1992

INHALT

Über Wirbeltiere Kameruns und seiner Nachbargebiete: Beiträge zu Ehren von Martin Eisentraut — On Vertebrates of Cameroon and Adjacent Regions: Contributions in Honour of Martin Eisentraut

Taxonomic review of *Miniopterus minor* Peters, 1867 (Mammalia: Chiroptera) from Western Central Africa
J. Juste & C. Ibañez 355

La troisième molaire supérieure chez les Muridae d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*
C. Denys & J. Michaux 367

Species of the genus *Otomys* from Cameroon and Nigeria and their relationships to East African forms
F. Dieterlen & E. Van der Straeten 383

Small mammals from forest islands of eastern Nigeria and adjacent Cameroon, with systematical and biogeographical notes
R. Hutterer, F. Dieterlen & G. Nikolaus 393

Ergänzende Angaben über die Gaumenfaltenmuster von Nagetieren (Mammalia: Rodentia) aus Kamerun
O. Fülling 415

Über evolutive Beziehungen zwischen den Brillenvögeln der Gattung *Speirops* (Aves, Zosteropidae) von West-Kamerun und den Inseln im Golf von Guinea
A. Feiler & T. Nadler 423

The species of the *Chamaeleo cristatus* group from Cameroon and adjacent countries, West Africa
Ch. Klaver & W. Böhme 433

Bemerkungen zu den Blindwühlen der Gattung *Schistometopum* von Sao Tomé (Gymnophiona, Caeciliidae)
J. Haft 477

Ein Jahrhundert Afrikaforschung im Museum Alexander Koenig: Verzeichnis der Publikationen
R. Hutterer, H. von Issendorff & K.-H. Lampe 481

This journal is printed on acid-free paper.

722
H

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 43, Heft 4, 1992 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 4	S. 505—526	Bonn, November 1992

Vergleichend und funktionell anatomische Untersuchungen an der Muskulatur der Extremitäten einiger Soricidae (Mammalia : Insektivora)

Dagmar Zender

Abstract. The muscles of the fore and hind limbs of four European soricids — three soricines and one crocidurine — were studied with reference to their habitat and activity patterns. *Sorex araneus*, *Sorex minutus* and *Crocidura russula* are terrestial animals, whilst *Neomys fodiens* is semi-aquatic. Differences with respect to the points of origin and insertion of the individual muscles were found between the subfamilies, the genera and the species. The differences as well as the similarities were evaluated and compared with those found in other insectivores and some rodents.

Key words. Mammalia, Soricidae, myology, skeleton, locomotion.

Einleitung

Zur Zeit gibt es etwa 266 lebende Spitzmausarten (Hutterer 1985), die sich in Rotzahn- und Weißzahnspitzmäuse gruppieren. Zur Unterfamilie Soricinae gehören die Gattungen *Sorex* und *Neomys*; die Gattung *Crocidura* wird den Crocidurinen zugerechnet.

Die Gattung *Neomys* nimmt aufgrund ihrer Anpassung an das Leben im Wasser eine gewisse Sonderstellung innerhalb der Familie der Soricidae ein.

Aufgrund differenter Lebensansprüche und Fortbewegungsweise sind Unterschiede in Muskulatur und Skelettsystem innerhalb der Familie und der Unterfamilien zu erwarten. Obwohl bereits Arbeiten vorliegen, in denen anatomische Untersuchungen an Spitzmäusen durchgeführt wurden, fehlen vergleichende Untersuchungen innerhalb der Familie fast ganz. Meist liegen nur Einzelergebnisse und gelegentliche Bemerkungen vor.

Thematisch kann die vorliegende Arbeit an diese Untersuchungen anknüpfen. Den Schwerpunkt bilden dabei myologische und osteologische Untersuchungen an *Sorex araneus*, *Sorex minutus*, *Neomys fodiens* und *Crocidura russula* mit dem Ziel, durch den Vergleich der genannten Arten aus beiden Unterfamilien der Soriciden Besonderheiten der Familie, der Unterfamilien, der Gattungen und Arten zu finden und diese, wo es möglich ist, funktionell zu deuten.

Material und Methoden

Die Untersuchungen basieren auf alkoholfixierten Exemplaren der folgenden Arten: Unterfamilie Soricinae: *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (n = 6); *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (n = 6); *Neomys fodiens* Pennant, 1771 (n = 6). Unterfamilie Crocidurinae: *Crocidura rus-*

sula Hermann, 1780 (n = 6). Sie wurden unter einer Stereolupe bei 8-facher Vergrößerung untersucht. Die Extremitätenmuskeln wurden einzeln abpräpariert und die verschiedenen Präparationsschritte mit Hilfe eines Zeichenaufsatzes graphisch festgehalten.

Die Anfertigung der Arbeit wurde von Herrn Prof. Dr. J. Niethammer und nach dessen Unfall von Herrn Prof. Dr. H. Schneider betreut, denen ich recht herzlich danke.

Ergebnisse

Die Muskeln werden in ihrem Verlauf und ihren Ursprungs- und Ansatzstellen beschrieben. Als „Standardart" dient *Sorex araneus*; Abweichungen bei den anderen Arten werden erwähnt und zeichnerisch dargestellt. Dabei werde ich im wesentlichen auf diejenigen Extremitätenmuskeln näher eingehen, bei denen deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten gefunden wurden.

1. Muskeln der Vorderextremität

Bei den Vordergliedmaßen wurden folgende Muskelgruppen nach ihrer Lage eingeteilt und untersucht:

Schultermuskeln
M. teres major, M. deltoideus, M. supraspinatus, M. infraspinatus und M. subscapularis. Bei allen von mir untersuchten Arten fehlten sowohl der M. teres minor als auch der M. coracobrachialis.

Oberarmmuskeln
M. triceps brachii, M. anconaeus lateralis, M. dorso-epitrochlearis, M. epitrochleo-anconaeus, M. biceps brachii und M. brachialis.

Unterarmmuskeln
M. supinator, M. extensor carpi radialis, M. extensor digitorum communis, M. extensor digiti quinti proprius, M. extensor carpi ulnaris, M. extensor indicis et pollicis longus, M. abductor pollicis longus, M. pronator radii teres, M. flexor carpi radialis, M. palmaris longus, M. flexor carpi ulnaris, M. pronator quadratus, M. flexor digitorum sublimus, M. flexor digitorum profundus.

Schultermuskeln

Musculus teres major

Er zieht von der lateralen Oberfläche der Margo medialis scapulae zur Crista tuberculi minoris, wo er unmittelbar oberhalb des M. latissimus dorsi inseriert.

Musculus deltoideus

Der M. deltoideus zerfällt in 3 Teile, den M. cleidodeltoideus, den M. acromiodeltoideus und den M. spinodeltoideus. Der M. cleidodeltoideus entspringt am distalen Viertel der Clavicula, der M. acromiodeltoideus an der distalen Hälfte des Acromions und am acromio-clavicularen Gelenk. Die Fasern der beiden Portionen laufen aufeinander zu, sind aber nicht miteinander verschmolzen. Sie inserieren nebeneinander in der äußersten Spitze der Crista tuberculi majoris.

Bei *Crocidura russula* inserieren M. acromio- und M. cleidodeltoideus gemeinsam an der Spitze der Crista deltoidea.

Der M. spinodeltoideus entspringt bei allen Arten an der distalen Ecke der Spina scapulae und der Margo medialis scapulae und inseriert an der Crista deltoidea, bei *Crocidura russula* unmittelbar oberhalb der beiden anderen Deltoideus-Anteile.

Musculus supraspinatus

Dieser aus mehreren Bäuchen zusammengesetzte Muskel entspringt an der ganzen Länge der Spina scapulae, in der gesamten Fossa supraspinata und an der oberen Kante der Margo medialis scapulae und zieht in die postero-proximale Ecke des Tuberculum majus.

Musculus infraspinatus

Nach Abpräparation des M. spinodeltoideus erscheint der M. infraspinatus vollständig. Der Ursprung liegt in der gesamten Fossa infraspinata. Er inseriert auf der proximalen Seite der Crista deltoidea und distal auf dem Tuberculum majus.

Musculus subscapularis

Bei den Soricinen besteht der M. subscapularis aus 2 Portionen. Der größere Teil entspringt an der gesamten Fläche der Fossa subscapularis, der kleinere an der Ecke der Margo medialis und der Margo inferior der Scapula. Der erstgenannte inseriert an der proximalen Spitze des Tuberculum minus, der zweite etwas distal daneben.

Bei *Crocidura russula* ist dieser Muskel aus mehreren Bündeln zusammengesetzt. Ursprung und Ansatz gleichen denen der größeren Portion des M. subscapularis bei *Sorex.*

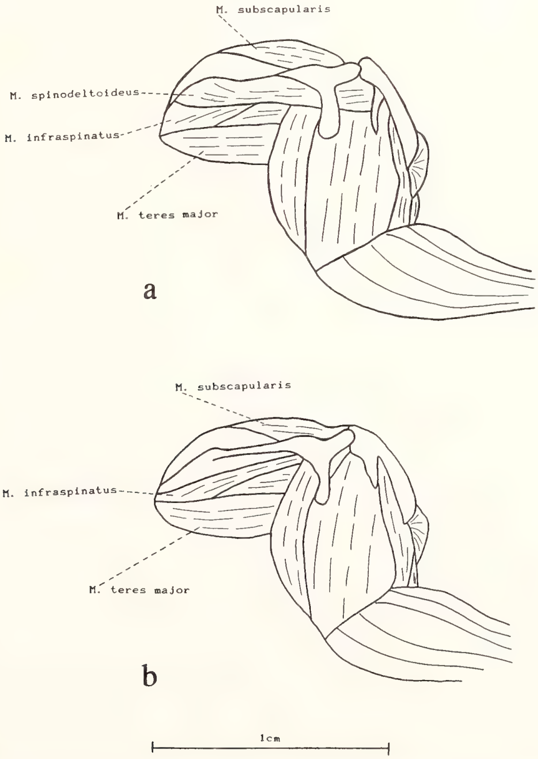


Abb. 1 a—b: Seitenansicht der Schultermuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen. Maßstab für alle Abbildungen = 1 cm.

Oberarmmuskeln

Musculus triceps brachii

Zu unterscheiden sind drei eigenständige Portionen, wovon eine wiederum in zwei Teile zerfällt. Der M. triceps brachii caput longum entspringt bei den Soricinen flächig an der Margo inferior der Scapula und inseriert an der distalen Olecranonspitze. Der M. triceps brachii caput mediale besteht aus zwei Portionen. Der größere Teil entspringt unterhalb vom Tuberculum minus und distal davon am Humerusschaft. Er inseriert medial an der proximalen Olecranonkante. Etwas weiter distal vom ersten entspringt der kleinere Teil, der unmittelbar neben dem Caput longum des M. triceps brachii inseriert. Der M. triceps caput laterale entspringt flächig an der Crista tuberculi majoris des Humerus und zieht von proximo-medial nach disto-lateral, wo er neben dem Caput longum an der lateralen Olecranonspitze inseriert.

Bei *Crocidura russula* ist der Ursprung des Caput longum zweiteilig. Der weiter außen liegende Teil entspringt an der Margo inferior der Scapula, der weiter innen liegende etwas höher an der medialen Scapulafläche. Bei dieser Art sind die Teile des M. triceps brachii bis auf die Pars inferior des Caput mediale an der Insertionsstelle miteinander verbunden.

Musculus anconaeus lateralis

Von verschiedenen Autoren wird dieser Muskel als Abkömmling des M. triceps brachii caput laterale angesehen. Er zieht von der Spitze des Epicondylus lateralis zur lateralen Olecranonseite.

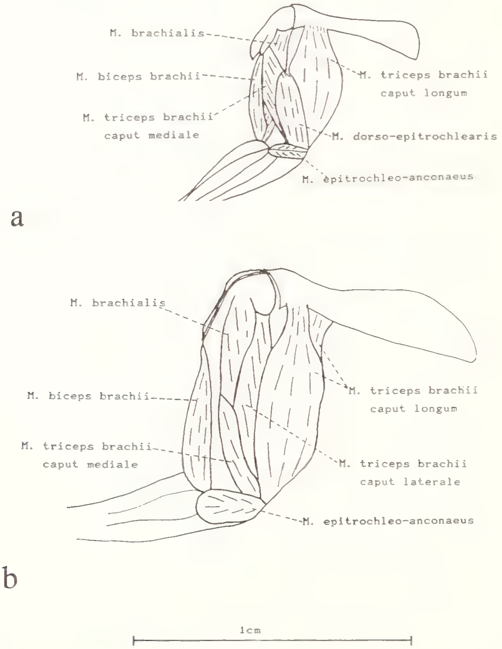

M. brachialis
M. biceps brachii
M. triceps brachii caput mediale
M. triceps brachii caput longum
M. dorso-epitrochlearis
M. epitrochleo-anconaeus
a
M. brachialis
M. biceps brachii
M. triceps brachii caput mediale
M. triceps brachii caput longum
M. triceps brachii caput laterale
M. epitrochleo-anconaeus
b
1cm

Abb. 2a—b: Verschiedenartigkeit des Caput longum des M. triceps brachii von *Sorex minutus* (a) und *Crocidura russula* (b).

Musculus dorso-epitrochlearis

Der M. dorso-epitrochlearis entspringt aus dem M. latissimus dorsi. Bei *Sorex* und *Crocidura* setzt er an der äußeren Olecranonspitze an, bei *Neomys* flächig auf der medialen Olecranonkante.

Musculus epitrochleo-anconaeus

Dieser sehr kleine Muskel liegt auf der medialen Humerusseite. Er zieht vom Epicondylus medialis zur Olecranonkante. Bei den *Sorex*-Arten sind zwei Portionen zu unterscheiden.

Musculus biceps brachii

Bei allen vier Spitzmausarten hat der M. biceps brachii einen einköpfigen Ursprung. Er entspringt mit einer kräftigen Sehne an der oberen Kante der Fossa glenoidalis und erweitert sich dann zu einem kräftigen fleischigen Muskelbauch. Der Muskel vereinigt sich im unteren Teil mit Fasern des M. brachialis und inseriert gemeinsam mit diesem mit einer kurzen Sehne auf den Medialseiten von Radius und Ulna.

Musculus brachialis

Er entspringt an der Crista tuberculi minoris, unterhalb des Gelenkkopfes und am Tuberculum majus. Der Muskel zieht von postero-medial nach antero-lateral um den

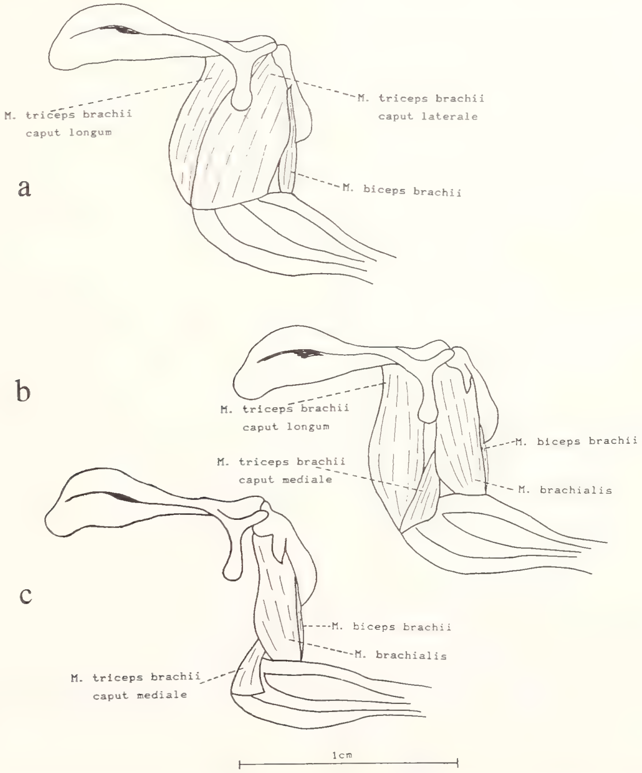

a
M. triceps brachii caput longum
M. triceps brachii caput laterale
M. biceps brachii
b
M. triceps brachii caput longum
M. biceps brachii
M. triceps brachii caput mediale
M. brachialis
c
M. biceps brachii
M. brachialis
M. triceps brachii caput mediale
1cm

Abb. 3 a—c: Seitenansicht der Oberarmmuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen.

Humerus herum und vereinigt sich distal mit dem M. biceps brachii. Die Insertion erfolgt wie dort.

Unterarmmuskeln

Musculus supinator

Der M. supinator ist ein kleiner schwacher Muskel, der vom Epicondylus lateralis entspringt und zum proximalen Radiusviertel zieht, wo er flächig inseriert.

Musculus extensor carpi radialis

Der M. extensor carpi radialis entspringt flächig auf dem Epicondylus lateralis. Er entsendet eine lange Sehne, die sich am Anfang des Handrückens in zwei Äste teilt. Der weiter innen liegende Ast inseriert auf dem verbindenden Bindegewebe zwischen dem Metacarpale II und dem Metacarpale III; die lateral laufende Sehne inseriert auf dem proximalen Ende von Metacarpale III.

Musculus extensor digitorum communis

Unmittelbar unterhalb des M. extensor carpi radialis verläuft der M. extensor digitorum communis. Es ist ein verhältnismäßig dünner Muskel mit einer langen und ziemlich kräftigen Sehne, die sich sofort in drei Hauptäste aufteilt. Auf der dorsalen Handfläche verlaufen diese drei Hauptäste wie folgt: der mediale Ast teilt sich in zwei Äste, die an den distalen Phalangen der Finger II und III inserieren. Der zentrale Ast verläuft bis zum distalen Ende der dritten Phalanx des vierten Fingers. Der laterale Ast teilt sich und inseriert mit dem einen Teilstück auf dem distalen Ende des Metacarpale III, nachdem er sich mit einer Sehne des M. extensor indicis et pollicis longus verbunden hat, und mit dem anderen auf der zweiten Phalanx des fünften Fingers.

Bei den drei anderen Arten ist der M. extensor digitorum communis mit dem M. extensor digiti quinti proprius verschmolzen und wird gemeinsam mit diesem beschrieben.

Musculus extensor digiti quinti proprius

Er entspringt am lateralen Epicondylus. In etwas mehr als der Hälfte des Antebrachiums geht der Muskelbauch in eine kräftige Sehne über, die sich auf dem Metacarpale V in zwei Äste teilt. Der mediale Ast inseriert an der dritten Phalanx des vierten Fingers und der laterale an der dritten Phalanx des fünften Fingers.

Bei *Sorex minutus* und *Neomys fodiens* sind die M. extensor digitorum communis und extensor digiti quinti proprius an ihrer Ursprungsstelle fleischig miteinander verwachsen. Die Sehnen dagegen lassen sich trennen. Die Insertion erfolgt wie bei *Sorex araneus*.

Bei *Crocidura russula* entsendet der zentrale Ast noch eine Sehne zur dritten Phalanx des dritten Fingers (Abb. 5).

Musculus extensor carpi ulnaris

Er hat seinen Ursprung distal am Epicondylus lateralis und inseriert mit einer kurzen Sehne auf einem kleinen Höcker am latero-proximalen Ende des fünften Metacarpale.

Musculus abductor pollicis longus

Am weitesten lateral-distal liegt der M. abductor pollicis longus. Er entspringt an der lateralen Olecranonkante und zieht in die medio-proximale Ecke des Metacarpale I.

Musculus extensor indicis et pollicis longus

Tiefer unten und vom proximalen Ende der lateralen Olecranonkante kommend liegt der M. extensor indicis et pollicis longus. Er ist recht schwach und zur Hälfte sehnig. Seine Hauptsehne teilt sich in drei Äste, die jeweils an der distalen Phalanx der Finger I bis III inserieren.

Musculus pronator radii teres

Er hat seinen Ursprung proximal am medialen Epicondylus, zieht antero-distal und inseriert mit einer relativ kurzen Sehne am Radius, etwa in der Hälfte der Radiuslänge.

Musculus flexor carpi radialis

Zwischen dem M. pronator radii teres und dem M. digitorum profundus liegt der Ursprung des M. flexor carpi radialis. Die Hälfte seiner Länge ist sehnig. Er setzt proximal auf dem Metacarpale III an.

Musculus palmaris

Der M. palmaris entspringt am Epicondylus medialis. Bei den beiden *Sorex*-Arten breitet sich seine Sehne am Beginn der Palma flächig aus und läuft in der Hohlhand-

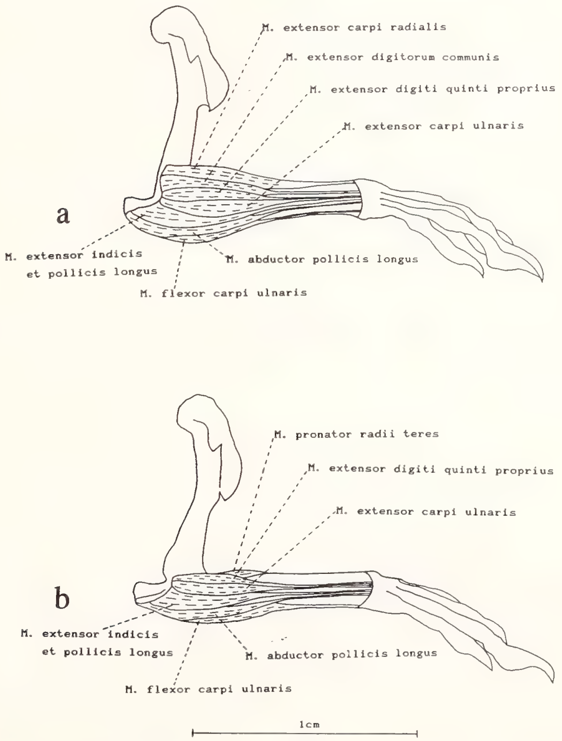

M. extensor carpi radialis
M. extensor digitorum communis
M. extensor digiti quinti proprius
M. extensor carpi ulnaris
a
M. extensor indicis et pollicis longus
M. abductor pollicis longus
M. flexor carpi ulnaris
M. pronator radii teres
M. extensor digiti quinti proprius
M. extensor carpi ulnaris
b
M. extensor indicis et pollicis longus
M. abductor pollicis longus
M. flexor carpi ulnaris
1cm

Abb. 4a—b: Laterale Unterarmmuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen.

faszie aus. Ein Ast wird auf dieser Höhe abgegeben, der an der zweiten Phalanx des fünften Fingers inseriert.

Bei *Crocidura russula* bildet der Sehnenast, der zum fünften Finger abgeht, einen fleischigen Bauch aus und wird als M. flexor brevis digitorum manus bezeichnet. Er inseriert dann wieder sehnig an der zweiten Phalanx des fünften Fingers.

Musculus flexor carpi ulnaris

Distal am Olecranon liegt der Ursprung des M. flexor carpi ulnaris der Soricinen; bei *Crocidura russula* entspringt er medial und proximal am Olecranon. Bei allen Arten erfolgt die Insertion auf dem Os pisiforme, nachdem sich die Sehne bei *Neomys fodiens* kurzzeitig mit der Sehne des M. palmaris verbunden hat.

Musculus pronator quadratus

Es handelt sich um einen extrem schwachen Muskel, dessen Fasern vom Radius schräg distal zur Ulna ziehen, wo sie ohne Sehne inserieren.

Musculus flexor digitorum sublimus

Bei den Soricinen besteht er aus drei Muskelbäuchen, die als condylo-ulnaris, centralis und condylo-radialis bezeichnet werden. Die beiden erstgenannten entspringen auf der Innenseite und der letztgenannte auf der vorderen Kante des Epicondylus medialis. Jeder einzelne Kopf entsendet eine Sehne. Die drei Sehnen gabeln sich am distalen Ende der Metacarpalia II bis IV in je zwei Äste und umschließen die Sehnen des M. digitorum profundus. Anschließend vereinigen sich die beiden Äste wieder zu einer gemeinsamen Sehne, wobei die Sehne des condylo-ulnaris an der zweiten Phalanx des zweiten Fingers ansetzt, die des centralis an der zweiten Phalanx des dritten Fingers und die des condylo-radialis an der zweiten Phalanx des vierten Fingers.

Bei *Crocidura russula* ist der M. flexor digitorum sublimus mit Teilen des M. flexor digitorum profundus verschmolzen. Die Sehnen sind einzeln erkennbar und inserieren in der gleichen Art und Weise wie bei den Soricinen.

Musculus flexor digitorum profundus

Erkennbar sind fünf Bäuche, die als ulnaris proprius, condylo-ulnaris, centralis, condylo-radialis und radialis proprius bezeichnet werden. Der radialis proprius ent-

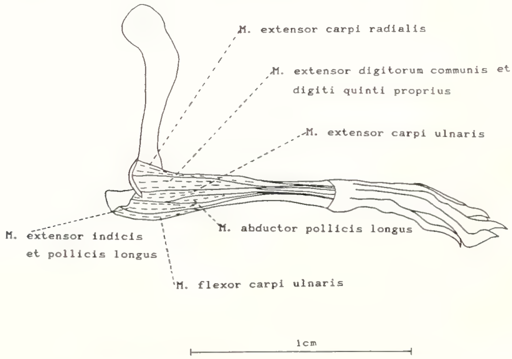

M. extensor carpi radialis
M. extensor digitorum communis et digiti quinti proprius
M. extensor carpi ulnaris
M. extensor indicis et pollicis longus
M. abductor pollicis longus
M. flexor carpi ulnaris
1cm

Abb. 5: Seitenansicht der Unterarmmuskeln von *Crocidura russula.*

springt am proximalen Fünftel des Radius, der condylo-radialis ebenso wie der centralis und der condylo-ulnaris am Epicondylus medialis; der ulnaris proprius tief auf der medialen Olecranonkante. Letzterer ist der kräftigste der fünf Bäuche und wird vom M. flexor carpi ulnaris verdeckt. Der kleinste ist der radialis proprius. Er hat eine gemeinsame Sehne mit dem condylo-radialis. Mit dieser Sehne verbinden sich am distalen Ende des Antebrachiums die übrigen vier Sehnen. Als eine gemeinsame dicke Sehne durchqueren sie den Canalis carpi. Unmittelbar dahinter teilt sich diese Sehne wieder in fünf einzelne Sehnen, die jeweils an der distalen Phalanx der Finger I bis V enden.

Bei *Neomys fodiens* haben der radialis proprius und der condylo-radialis ebenfalls eine gemeinsame Sehne. Nach kurzer Zeit vereinigt sich auch die Sehne des centralis mit dieser. Diese drei Sehnen vereinigen sich auf der Höhe des Os pisiforme zu einer gemeinsamen Sehne, die sich aber unmittelbar danach wieder in fünf einzelne teilt, die distal an den dritten Phalangen der Finger I bis V inserieren. Die drei mittleren werden dabei, wie zuvor beschrieben, von den Sehnen des M. flexor digitorum sublimus umschlossen.

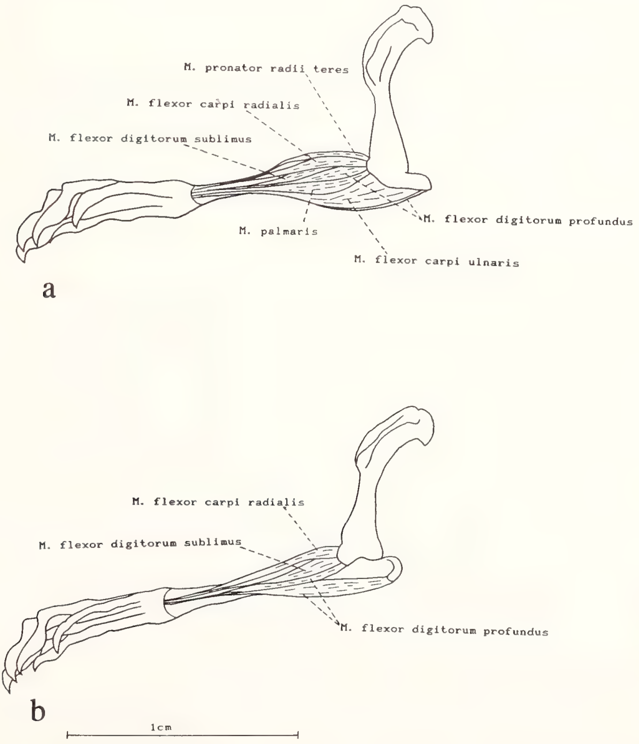

M. pronator radii teres
M. flexor carpi radialis
M. flexor digitorum sublimus
M. flexor digitorum profundus
M. palmaris
M. flexor carpi ulnaris
a
M. flexor carpi radialis
M. flexor digitorum sublimus
M. flexor digitorum profundus
b
1cm

Abb. 6a—b: Mediale Unterarmmuskeln von *Neomys fodiens* bei verschiedenen Präparationsstufen.

Bei *Crocidura russula* sind ebenfalls fünf Köpfe des M. flexor digitorum profundus erkennbar. Einzeln zu präparieren sind ulnaris proprius und condylo-ulnaris, die jeweils eine Sehne abgeben. Radialis proprius, condylo-radialis und centralis sind mit den Köpfen des M. flexor digitorum sublimus verschmolzen. Hiervon gehen neben den Sehnen des M. flexor digitorum sublimus zwei weitere Sehnen ab, die einmal als Sehne des Caput centralis und zum anderen als gemeinsame Sehne der Capita condylo-radialis und radialis proprius des M. flexor digitorum profundus anzusehen sind. Nachdem sich die Sehnen kurzzeitig miteinander verbinden, teilen sie sich erneut und inserieren in der für *Sorex* beschriebenen Art und Weise.

2. Muskeln der Hinterextremität

Bei den Hinterextremitäten wurden folgende Muskelgruppen nach ihrer Lage eingeteilt und untersucht:

Hüftmuskeln
M. glutaeus maximus, M. tensor fascia femoris, M. glutaeus medius, M. scansorius, M. gemellus, M. quadratus femoris, M. obturator externus, M. psoas major, M. iliacus, M. psoas minor, M. obturator internus

Oberschenkelmuskeln
M. femorococcygeus, M. biceps femoris, M. tenuissimus, M. semitendinosus, M. semimembranosus, M. caudofemoralis, M. quadriceps femoris, M. gracilis, M. adductor magnus et brevis, M. adductor longus, M. pectineus

Unterschenkelmuskeln
M. gastrocnemius, M. soleus, M. tibialis anticus, M. extensor digitorum longus, M. peroneus longus, M. peroneus brevis, M. peroneus digiti quarti, M. peroneus digiti quinti, M. extensor hallucis longus, M. plantaris, M. popliteus, M. flexor digitorum fibularis, M. flexor digitorum tibialis, M. tibialis posticus

Hüftmuskeln

Musculus glutaeus maximus

Der M. glutaeus maximus entspringt auf dem Sacrum, von der Faszie, die das Sacrum und das Ilium verbindet und von der dorsalen Kante der Crista iliaca. Er verjüngt sich nach unten hin und inseriert lateral auf der Spitze des Trochanter tertius. Nur bei den Soricinen ist der M. glutaeus maximus mit dem M. tensor fascia femoris über dessen gesamte Länge hin verwachsen. Beide können jedoch aufgrund des geringfügig anderen Verlaufs ihrer Zugfasern voneinander unterschieden werden.

Musculus tensor fascia femoris

Der M. tensor fascia femoris hat seinen Ursprung auf der Crista iliaca und bedeckt dabei den Teil des M. glutaeus medius, der ebenfalls dort entspringt. Er zieht ventrocaudal und inseriert auf der Spitze des Trochanter tertius, bei *Crocidura russula* nur mit einigen Fasern auf dem Trochanter, um dann in der Oberschenkelfaszie auszulaufen.

Musculus glutaeus medius

Das Sacrum, die Faszie zwischen der Wirbelsäule und dem Ilium sowie die posterodorsale Ecke der Crista iliaca stellen das Ursprungsgebiet für die fleischig angehefteten Muskelfasern. Sie inserieren rund um den Trochanter major.

Bei *Neomys fodiens* entspringt der M. glutaeus medius zusätzlich noch vom Ilium.

Musculus scansorius
Bei den untersuchten Arten kommt der M. scansorius nur bei *Crocidura russula* vor. Verdeckt vom M. tensor fasciae femoris entspringt er ventral von der Crista iliaca und inseriert proximal auf dem Trochanter tertius.

Musculus gemellus, Musculus quadratus femoris, Musculus obturator externus
Diese drei Muskeln sind zu einer festen Einheit verwachsen. Ihre Ursprungsfläche liegt auf Ilium und Ischium rund um das Acetabulum und bedeckt nahezu den gesamten Ramus horizontalis ischii bis zum Beginn des Ramus symphyticus. Die Insertion erfolgt rund um den Trochanter major, bei *Crocidura* zusätzlich auf einer Knochenleiste unterhalb des Trochanters.

Musculus psoas major, Musculus iliacus
Bei allen untersuchten Arten sind diese beiden Muskeln über große Teile hin miteinander verwachsen. An ihren Ursprungsstellen lassen sie sich jedoch voneinander trennen. Der M. psoas major entspringt bei *Sorex araneus* und *Sorex minutus* an der Lendenwirbelsäule; der M. iliacus auf der Crista iliaca und mit einigen Fasern vom

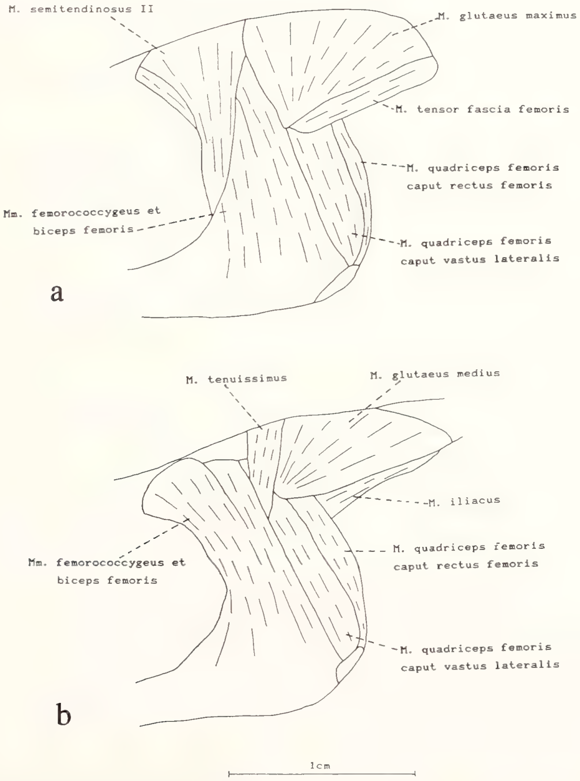

M. semitendinosus II
M. glutaeus maximus
M. tensor fascia femoris
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
Mm. femorococcygeus et biceps femoris
M. quadriceps femoris caput vastus lateralis
a
M. tenuissimus
M. glutaeus medius
M. iliacus
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
Mm. femorococcygeus et biceps femoris
M. quadriceps femoris caput vastus lateralis
b
1cm

Abb. 7a—b: Laterale Hüft- und Oberschenkelmuskeln von *Crocidura russula* bei verschiedenen Präparationsstufen.

Ilium. Beide inserieren gemeinsam medial auf dem Trochanter minor; mit einigen Fasern auch distal davon auf dem Femur.

Bei *Neomys fodiens* entspringt der M. iliacus vom ganzen Ilium. Die beiden Muskeln inserieren gemeinsam mit einer kurzen, kräftigen Sehne und mit Fasern auf dem Trochanter minor.

Bei *Crocidura russula* liegt der Ursprung des M. psoas major etwas weiter anterior. Ansonsten ist der Verlauf beider Muskeln wie für *Sorex araneus* beschrieben.

Musculus psoas minor
Dieser lange, schmale Muskel auf dem ersten Drittel der Lendenwirbelsäule setzt mit einer langen, kräftigen Sehne auf dem Processus iliopectineum an.

Musculus obturator internus
Vom lateralen Ramus symphyticus kommend zieht der Muskel dorsad und setzt mit einer kurzen, flachen Sehne auf dem Trochanter major an.

Oberschenkelmuskeln

Musculus femorococcygeus, Musculus biceps femoris
Diese beiden Muskeln sind nur an ihren Ursprungsstellen voneinander zu trennen. Bei den Soricinen haben sie ihren Ursprung dorsal und dorso-lateral auf dem Ischium. Von dort ziehen sie parallel zum Femur distad und laufen in der Unterschenkelfaszie aus. Der hintere Teil des M. biceps femoris endet auf der Achillessehne.

Bemerkenswert sind die Verhältnisse bei *Crocidura russula.* Hier entspringt der M. femorococcygeus von der Wirbelsäule, verwächst aber ab der Hälfte seiner Länge mit dem Musculus biceps femoris. Ansonsten sind die Verhältnisse wie bei *Sorex araneus.*

Musculus tenuissimus
Bei allen vier Arten liegt der Ursprung auf dem Sacrum. Von dort zieht der Muskel unter den M. biceps femoris und femorococcygeus, wo er in der gleichen Faszie ausläuft wie dieser.

Musculus semitendinosus
Bei den Soriciden ist dieser Muskel vollständig in zwei Teile geteilt, die mit M. semitendinosus I und II bezeichnet werden.

Musculus semitendinosus I
Der Ursprung des M. semitendinosus I erstreckt sich fast auf den gesamten Ramus symphyticus. Parallel zum Femur zieht er auf die mediale Seite des Unterschenkels und inseriert antero-medial auf der Crista tibialis. Dabei bedeckt er nahezu vollständig den Ansatz des M. semitendinosus II.

Bei *Neomys fodiens* inserieren beide Teile unmittelbar nebeneinander auf der Crista tibialis, bei *Crocidura russula* bedeckt der M. semitendinosus I vollständig den Ansatz des M. semitendinosus II.

Musculus semitendinosus II
Unmittelbar caudal vom M. glutaeus maximus liegt der Ursprung des M. semitendinosus II. Postero-distal um das Femur ziehend inseriert er medial auf der Crista tibialis.

Musculus semimembranosus
Sowohl der Ursprung des M. semimembranosus lateral und ventro-lateral vom mittleren Drittel des Ramus horizontalis ischii als auch sein Ansatz auf der Crista tibialis sind fleischig.

Musculus caudofemoralis
Der Muskel entspringt bei *Sorex araneus* und *Sorex minutus* sehnig, bei *Neomys fodiens* und *Crocidura russula* fleischig von der Tuberositas ischii. Die Insertion erfolgt auf dem medialen Epicondylus des Femur.

Musculus quadriceps femoris
Der große Extensor des Unterschenkels entspringt mit vier Köpfen, und zwar mit der Pars rectus femoris vom Ilium, mit der Pars vastus lateralis vom Trochanter major, dem Trochanter tertius und von der sie verbindenden Knochenleiste und mit der Pars vastus mediale, deren hinterer Teil sich als vastus intermedius abspalten läßt, vom Femurschaft. Alle vier Köpfe verbinden sich miteinander und inserieren auf der Patella, im Patellargelenk und antero-proximal auf der Tibia.

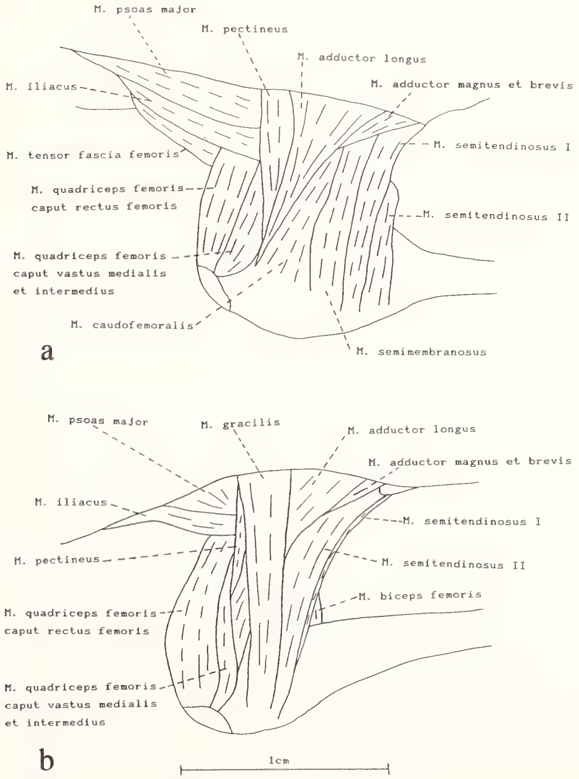

M. psoas major
M. pectineus
M. adductor longus
M. adductor magnus et brevis
M. iliacus
M. tensor fascia femoris
M. semitendinosus I
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
M. semitendinosus II
M. quadriceps femoris caput vastus medialis et intermedius
M. caudofemoralis
a
M. semimembranosus
M. psoas major
M. gracilis
M. adductor longus
M. adductor magnus et brevis
M. iliacus
M. semitendinosus I
M. pectineus
M. semitendinosus II
M. biceps femoris
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
M. quadriceps femoris caput vastus medialis et intermedius
b
1cm

Abb. 8a—b: Unterschiedliche Insertion der Mm. semitendinosus I und II bei *Neomys fodiens* (a) und *Crocidura russula* (b).

Musculus gracilis

Unterschiedlich breit ist bei den einzelnen Arten die Ursprungsfläche des M. gracilis. Sie bedeckt bei *Sorex* ungefähr die Hälfte, bei *Neomys fodiens* ⅔ und bei *Crocidura russula* ¾ der ventro-lateralen Kante des Ramus horizontalis pubis. Der Muskel zeigt einen caudad gerichteten Verlauf und setzt auf der Crista tibialis an.

Musculus adductor magnus et brevis

Der M. adductor magnus et brevis entspringt von der distalen Hälfte des Ramus horizontalis pubis und von der ventro-lateralen Ecke des Ramus symphyticus. Bei den Soricinen inseriert er lateral auf der Knochenleiste zwischen dem Trochanter major und dem Trochanter tertius, bei *Neomys fodiens* zusätzlich auf dem Femur.

Die Insertionsstelle bei *Crocidura russula* erstreckt sich rund um den Trochanter tertius.

Musculus adductor longus

Bei den Soricinen entspringt der M. adductor longus ventrolateral vom Ramus horizontalis pubis. Er bedeckt das vordere Drittel des M. adductor magnus et brevis. Die

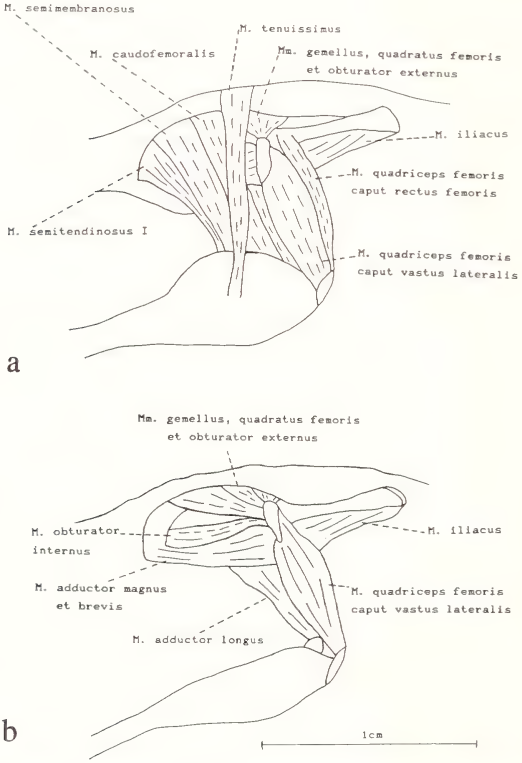

M. semimembranosus
M. tenuissimus
M. caudofemoralis
Mm. gemellus, quadratus femoris et obturator externus
M. iliacus
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
M. semitendinosus I
M. quadriceps femoris caput vastus lateralis
a
Mm. gemellus, quadratus femoris et obturator externus
M. obturator internus
M. iliacus
M. adductor magnus et brevis
M. quadriceps femoris caput vastus lateralis
M. adductor longus
b
1cm

Abb. 9a—b: Laterale Hüft- und Oberschenkelmuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen (tiefer liegende Schichten).

Insertion erfolgt in zwei Portionen, und zwar mit dem proximalen Teil faserig auf dem distalen Drittel des Femur — bei *Neomys* auf den distalen ⅔ — und mit dem distalen Teil auf dem medialen Epicondylus.

Bei *Crocidura russula* setzen die beiden Muskelportionen auf dem distalen Drittel des Femur und posterior auf dem Epicondylus medialis und zwischen dem Epicondylus medialis und dem Epicondylus lateralis an.

Musculus pectineus

Die Ursprungsfläche liegt rund um das Tuberculum iliopectineum. Der Muskel inseriert ohne Sehne auf der medialen Seite des Femur, unterhalb des Trochanter minor.

Unterschenkelmuskeln

Musculus gastrocnemius

Der M. gastrocnemius entspringt mit zwei Köpfen, die als M. gastrocnemius caput laterale und M. gastrocnemius caput mediale bezeichnet werden.

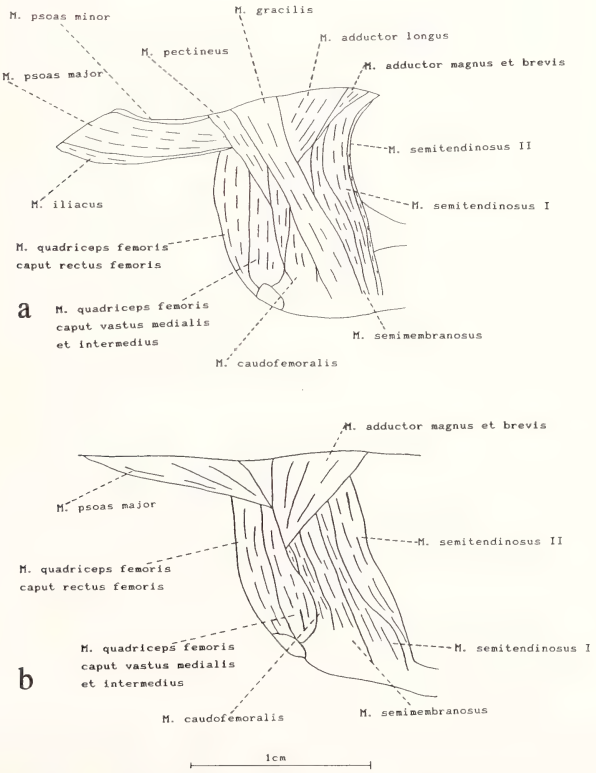

M. psoas minor
M. gracilis
M. adductor longus
M. pectineus
M. adductor magnus et brevis
M. psoas major
M. semitendinosus II
M. iliacus
M. semitendinosus I
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
a
M. quadriceps femoris caput vastus medialis et intermedius
M. semimembranosus
M. caudofemoralis
M. adductor magnus et brevis
M. psoas major
M. semitendinosus II
M. quadriceps femoris caput rectus femoris
M. quadriceps femoris caput vastus medialis et intermedius
M. semitendinosus I
b
M. caudofemoralis
M. semimembranosus
1cm

Abb. 10a—b: Mediale Hüft- und Oberschenkelmuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen.

Bei den Soricinen entspringt das Caput laterale fleischig posterior und distal vom Sesamoid auf dem lateralen Epicondylus des Femur. Der dicke Muskelbauch ist an seiner Ursprungsstelle mit dem M. plantaris verwachsen, trennt sich aber gleich wieder von diesem und geht in eine sehr kräftige Sehne über. Das Caput mediale entspringt posterior vom medialen Epicondylus des Femur. Beide Köpfe vereinigen sich distal und entsenden eine gemeinsame Sehne, die Achillessehne. Sie verläuft posterior und parallel zur Sehne des M. plantaris. Im distalen Bereich dreht sich die Achillessehne um die Sehne des M. plantaris und inseriert unter dieser posterior auf dem Calcaneus; bei *Neomys fodiens* posterior und lateral. Bei *Crocidura russula* entspringt der M. gastrocnemius caput laterale zusätzlich noch mit einigen Fasern proximal von der Fibula.

Musculus soleus

Das Ursprungsgebiet dieses Muskels liegt bei den Soricinen medial und proximal auf der Fibula. Distal verschmilzt der Muskel mit dem lateralen Teil des M. gastrocnemius und mündet mit diesem auf dem Calcaneus.

Bei *Crocidura russula* entspringt der Muskel vom Fibula-Kopf und etwas distal davon. Er verschmilzt nicht mit dem M. gastrocnemius, mündet aber gemeinsam mit diesem in die Achillessehne.

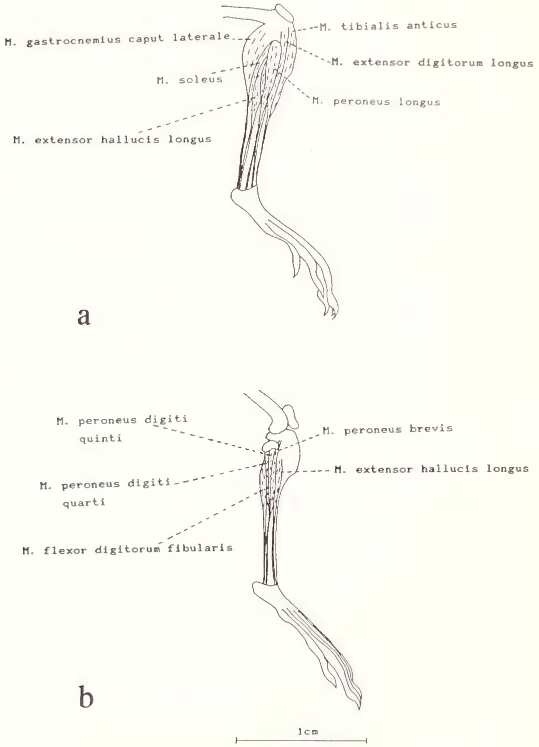

M. gastrocnemius caput laterale
M. tibialis anticus
M. extensor digitorum longus
M. soleus
M. peroneus longus
M. extensor hallucis longus
a
M. peroneus digiti quinti
M. peroneus brevis
M. extensor hallucis longus
M. peroneus digiti quarti
M. flexor digitorum fibularis
b
1cm

Abb. 11 a—b: Seitenansicht der Unterschenkelmuskeln von *Sorex araneus* bei verschiedenen Präparationsstufen.

Musculus tibialis anticus
Er entspringt antero-proximal auf der Crista tibialis und entsendet eine relativ kräftige Sehne, die unter dem verknöcherten Schenkelband verläuft und distal auf dem Tarsale I inseriert.

Bei *Crocidura russula* liegt der Insertionspunkt medial zwischen dem Tarsale und dem Metatarsale I.

Musculus extensor digitorum longus
Der M. extensor digitorum longus entspringt anterior vom Epicondylus lateralis des Femur. Distal auf den Metatarsalia teilt sich seine Hauptsehne in vier Teiläste, die sich kurz darauf nochmal in je zwei Teiläste teilen. Sie inserieren distal auf der dritten Phalanx der Zehen II—V.

Bei *Neomys fodiens* liegen die Ansatzstellen je auf der ersten und zweiten, bei *Crocidura russula* auf der ersten und dritten Phalanx der vier äußeren Zehen.

Musculi peronei
Die Mm. peronei entspringen alle proximal von der Fibula. Im einzelnen unterscheidet man den

Musculus peroneus longus
Er entspringt antero-lateral vom Fibulakopf. Seine Sehne ist am Metatarsale V befestigt, gibt aber gleichzeitig einen relativ kräftigen Ast ab, der sich am proximalen Ende des mittleren Metatarsale nochmal in drei Äste teilt. Einer setzt proximal auf dem Metatarsale I an, die beiden anderen erweitern sich kurzfristig zu fleischigen Muskelbäuchen und inserieren mit kurzen Sehnen distal auf den Metatarsalia II und III.

Bei *Neomys fodiens* verläuft die Sehne des M. peroneus longus am lateralen Malleolus durch eine Rinne, die dieser Knöchel bildet, bis zum Metatarsale V. Hier schließt sie einen kleinen Sesamknochen ein und verläuft dann quer über die Planta bis zur Insertionsstelle am Metatarsale I. Die Sehnen der übrigen M. peronei laufen unterhalb dieser Knochenrinne.

Bei *Crocidura russula* läuft die Muskelsehne durch eine Konkavität im lateralen Malleolus und inseriert medio-plantar auf dem Metatarsale V. Sie gibt einen Ast ab, der wie für *Neomys fodiens* beschrieben zum Metatarsale I geht.

Musculus peroneus brevis
Er entspringt antero-medial vom Fibulakopf, vom proximalen Teil des Fibulaschafts und mit einer relativ starken Sehne vom Condylus tibialis. Der Muskel inseriert mit einer langen Sehne latero-proximal auf dem Metatarsale V.

Bei *Neomys fodiens* laufen außerdem kleinere Sehnen zu den Verbindungsbändern zwischen den Metatarsalia II und III.

Musculus peroneus digiti quarti
Der M. peroneus digiti quarti verläuft vom antero-lateralen Fibulaschaft zur dorsoproximalen Kante der dritten Phalanx der vierten Zehe.

Musculus peroneus digiti quinti
Der M. peroneus digiti quinti entspringt antero-lateral von einer Ausbuchtung des Fibulakopfes und inseriert mit einer langen Sehne dorso-lateral und proximal auf der zweiten Phalanx der fünften Zehe.

Bei *Neomys fodiens* und *Crocidura russula* setzt die Sehne proximal auf der dritten Phalanx des fünften Zehs an.

Musculus extensor hallucis longus
Der Muskel entspringt postero-lateral von der Tibia, oberhalb des Verbindungspunktes von Tibia und Fibula und von der Membrana interossea. Seine relativ kräftige Sehne läuft unter dem verknöcherten Schenkelband hindurch und teilt sich anschließend in drei Teiläste, die bei den Soricinen jeweils auf der gesamten Länge der ersten und zweiten Phalanx der Zehen I—III angeheftet sind.

Bei *Crocidura russula* inseriert der M. extensor hallucis longus proximal auf der zweiten Phalanx der ersten Zehe.

Musculus plantaris
Eingebettet zwischen den beiden Köpfen des M. gastrocnemius liegt der M. plantaris. Er entspringt posterior und proximal vom Sesamoid des Epicondylus lateralis des Femur. Der relativ schlanke Muskelbauch entsendet eine kräftige Sehne, die den distalen Teil der Achillessehne bedeckt und sich plantar faszienähnlich ausdehnt. Proximal auf dem medialen Metatarsale teilt sich die Sehne in drei Teiläste, die sich kurz darauf nochmals teilen. Der laterale Ast inseriert auf dem Sesamoid der zweiten Phalanx der Zehen II—IV. Der mediale verschmilzt mit der Sehne des M. flexor digitorum fibularis.

Bei *Neomys fodiens* sind die vier Teiläste auf den distalen Phalangen der vier äußeren Zehen befestigt.

Auffallend ist bei *Crocidura russula* die Ausbildung eines kurzen Muskelbauches im distalen Sehnenbereich. Er wird mit M. flexor digitorum brevis bezeichnet und entsendet vier Sehnen, die proximal an der zweiten Phalanx der Zehen II—V inserieren.

Musculus popliteus
Der M. popliteus liegt in der Kniekehle. Er zieht, von einem Sesamoid am Epicondylus lateralis des Femur entspringend, medio-distal und inseriert flächig in der Mitte der Crista tibialis.

Bei *Crocidura russula* entspringt der M. popliteus mit einer kurzen, festen Sehne vom Epicondylus lateralis des Femur und mit Fasern vom Sesamoid unmittelbar davor. Der Verlauf und der Ansatz sind wie bei den Soricinen.

Musculus flexor digitorum fibularis
Bei allen von mir untersuchten Arten entspringt der M. flexor digitorum fibularis zweiköpfig, und zwar einesteils postero-lateral vom Condylus tibialis und andererseits postero-lateral vom Fibulakopf und vom proximalen Teil des Fibulaschafts. Beide Portionen vereinigen sich und entsenden eine relativ kräftige Sehne, die medial um den Calcaneus läuft, sich faszienartig ausbreitet und sich proximal auf den Metatarsalia in fünf Äste aufteilt. Diese inserieren jeweils distal auf der dritten Phalanx der fünf Zehen.

Musculus flexor digitorum tibialis
Der M. flexor digitorum tibialis entspringt flächig posterior vom medialen Condylus tibialis und von der Tibia. Seine lange und kräftige Sehne teilt sich auf der Fußunterseite in zwei Teiläste, von denen der mediale auf dem Tarsale III ansetzt. Der laterale

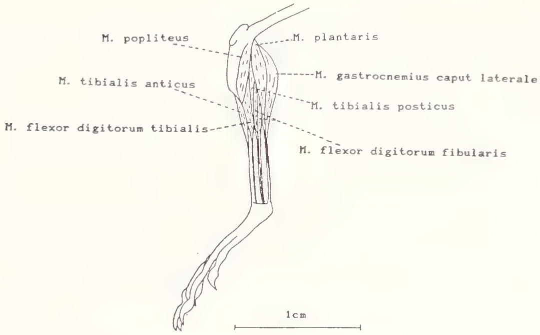

M. popliteus
M. plantaris
M. gastrocnemius caput laterale
M. tibialis anticus
M. tibialis posticus
M. flexor digitorum tibialis
M. flexor digitorum fibularis
1cm

Abb. 12: Mediale Unterschenkelmuskeln von *Sorex araneus*.

Ast verschmilzt mit der faszienartig ausgebreiteten Sehne des M. flexor digitorum fibularis und inseriert gemeinsam mit dieser auf den distalen Phalangen der Zehen I—IV.

Bei *Crocidura russula* läuft die kräftige Sehne zu einem Sesamoid am Tarsale I, wo sie einen Ast abgibt, der sich mit der Sehne des M. flexor digitorum fibularis vereinigt, und dieser zu den Phalangen der Zehen I—IV folgt.

Musculus tibialis posticus
Bei *Sorex araneus* und *Sorex minutus* entspringt der M. tibialis posticus medial und antero-medial vom Fibulakopf. Er ist nicht besonders kräftig und entsendet eine lange, dünne Sehne, die an der Fußinnenseite entlangläuft und medial auf dem Tarsale I inseriert.

Bei *Neomys fodiens* und *Crocidura russula* ist der M. tibialis posticus an seinem Ursprung mit dem Teil des M. flexor digitorum fibularis verwachsen, der ebenfalls vom Fibulakopf entspringt. Er trennt sich aber gleich von diesem und verhält sich dann so wie für die beiden anderen Arten beschrieben.

Diskussion

Die untersuchten Arten unterscheiden sich durch die Besiedlung unterschiedlicher Lebensräume und in der Art ihrer Fortbewegung voneinander.

Sorex araneus bewohnt vor allem Wälder, aber auch Feldgehölze, Moore und Sumpfgebiete (Löhrl 1938), während *Sorex minutus* in baumlosen Biotopen zahlenmäßig häufiger vorkommt (Heydemann 1960). Das Vorkommen von *Neomys fodiens* ist immer an Gewässer gebunden (Niethammer 1977, 1978, Niethammer & Krapp 1990). Darauf weisen verschiedene morphologische Kriterien wie die Schwimmborsten an der Schwanzunterseite (Stein 1975), auf den Sohlenflächen der Hinterfüße und an den Seitenrändern der Zehen (Hutterer 1985) hin. Die Fundplätze von *Crocidura russula* liegen alle in warmer und geschützter Lage und weisen eine erhöhte Luftfeuchtigkeit auf (Richter 1963).

Innerhalb der Soriciden sind die meisten Gruppen terrestrisch und semi-digitigrad. Die Art ihrer Fortbewegung wird von Pruitt (1957) als „sich überstürzendes Laufen" beschrieben. Jedes einzelne Bein schwingt in einer einzigen Ebene, und die Gesamtbewegung wird als einfacher „vor-und-zurück-Typ" bezeichnet (Reed 1951).

Vergleichbar ist die Fortbewegung von *Neomys fodiens* unter Wasser. Der Bewegungsmodus wird als alternierendes, vierfüßiges Laufschwimmen bezeichnet, bei dem die Extremitäten von seitlich-vorne nach hinten-innen geführt werden (Ruthard & Schröpfer 1985).

Gefangenschaftsbeobachtungen an *Sorex araneus* berichten über eine recht intensive Grabtätigkeit der Tiere (Churchfield 1980). Wasserspitzmäuse legen ebenfalls Höhlen und Gänge in Erdschichten an (Schreitmüller 1953); im Unterschied dazu gräbt *Sorex minutus* fast nie (Herter 1957), weist aber ebenso wie *Sorex alpinus* eine enorme Kletterfähigkeit auf (Hutterer 1977, 1982). Haines (1954) deutet morphologische Beosnderheiten an der Hand von *Crocidura russula* als Spezialisierung in Verbindung mit einer Grabtätigkeit.

Als einer der großen Humerusrotatoren ist der M. subscapularis in diesem Zusammenhang von Bedeutung. Bei den Soricinen entspringt er zweiköpfig von der Scapula, während er bei *Crocidura russula* eine einheitliche Masse bildet. Bei der letztgenannten Art entsprechen Ursprung und Ansatz des Muskels dem größeren der beiden M. subscapularis-Anteile der Soricinen. Die gleichen Verhältnisse wie bei der Hausspitzmaus fanden Campbell (1939) bei *Chrysochloris* und Sharma (1958) bei *Suncus murinus*. Der zweiköpfige Ursprung des M. subscapularis ist auch bei *Neurotrichus* und *Galemys* vorhanden.

Erwähnenswert ist auch der unterschiedliche Ansatz des M. deltoideus bei den einzelnen Arten. Während bei den Soricinen die Insertionsstelle der M. cleido- und acromiodeltoideus auf der Crista tuberculi majoris liegt, inserieren alle drei Portionen des M. deltoideus bei *Crocidura russula* auf der Crista deltoidea, die bei allen Arten sehr stark ausgeprägt ist (Zender 1993). Ärnbäck-Christie-Linde (1907) fand die für *Crocidura russula* beschriebenen Verhältnisse bei den von ihr untersuchten Crocidurinen. Bei einigen Nagern sind die Mm. cleido- und acromiodeltoideus nicht voneinander getrennt (Klingener 1964). Bei der Laborratte setzen Clavicular- und Acromialteil des M. deltoideus wie bei der Hausspitzmaus auf der Crista deltoidea an (Hebel & Stromberg 1976).

Bei allen von mir untersuchten Arten entspringt der M. biceps brachii einköpfig. Seine Sehne verschmilzt distal mit der des M. brachialis und inseriert auf Radius und Ulna. Bei *Blarina brevicauda* (Campbell 1939) und bei *Suncus murinus* (Sharma 1958) sind die Verhältnisse ebenso. Ein einköpfiger Ursprung des M. biceps brachii findet sich auch bei *Scapanus* und *Neurotrichus*; aber bei beiden Arten inseriert seine Sehne nur auf dem Radius (Reed 1951). Rausch (1976) beschreibt für *Mus musculus*, *Acomys dimidiatus* und *Rattus norvegicus* einen zweiköpfigen Ursprung des M. biceps brachii, fand aber die gleichen Ansatzstellen dieses Muskels, wie ich sie bei den von mir untersuchten Arten gefunden habe. Demgegenüber inseriert er bei *Microtus nivalis* nur auf der Ulna (Boye 1988).

Bei *Crocidura russula* hat der Sehnenast des M. palmaris, der zum fünften Finger zieht, einen fleischigen Bauch ausgebildet und wird als M. flexor brevis digitorum manus bezeichnet. Die gleichen Verhältnisse fand Haines (1954) bei *Tupaia*.

Während bei den meisten Säugetieren der M. semitendinosus zweiköpfig entspringt (Howell 1932, Klingener 1964), tritt er bei den Insektivoren in drei verschiedenen Modifikationen auf: Bei *Tupaia* und *Centetes* entspringt er zweiköpfig; bei den Soriciden und Talpinen tritt eine völlige Trennung des Muskels in zwei unabhängige Portionen auf. Bei *Macroscelides* und *Erinaceus* ist nur der vom Becken entspringende Teil ausgebildet (Leche 1883).

Bei allen von mir untersuchten Arten ist der M. glutaeus maximus in seiner gesamten Länge mit dem M. tensor fascia femoris verwachsen. Unter den Insectivoren kommt ein völlig selbständiger M. tensor fascia femoris nur bei *Tupaia* vor (Leche 1883). In der Regel lassen sich beide Muskeln leicht voneinader trennen. Bei vielen Nagern trifft man ähnliche Verhältnisse.

Bei den von mir untersuchten Soricinen entspringt der M. femorococcygeus gemeinsam mit dem M. biceps femoris dorso-lateral vom Ischium. Beide sind in ihrer gesamten Länge miteinander verwachsen. Ebenso entspringen die Muskeln bei *Erinaceus* und *Macroscelides*, wobei der M. femorococcygeus bei *Macroscelides* als völlig selbständiger Muskel auftritt (Leche 1883). Bei *Crocidura russula* entspringt der M. femorococcygeus von der Wirbelsäule, vereinigt sich im weiteren Verlauf aber ebenfalls mit dem M. biceps brachii. Die gleichen Verhältnisse beschreibt Reed (1951) für *Scapanus* und *Neurotrichus*.

Erwähnenswert ist der M. scansorius, eine vom M. glutaeus medius abgelöste Portion, die nur bei *Crocidura russula* zu finden war. Leche (1883) beschreibt den M. scansorius auch für *Crocidura leucodon*. Nach Vialleton (1924) existiert ein solcher Muskel bei Säugern; allerdings benennt er keine Arten.

Die Mm. psoas major und iliacus bilden eine einheitliche Muskelmasse; eine Verschmelzung, die im gesamten Tierreich häufig anzutreffen ist. Bei den Insectivoren sind die beiden Muskeln nur bei *Tupaia*, *Macroscelides* und *Galeopithecus* voneinander getrennt (Leche 1883).

Der M. sartorius fehlt den untersuchten Soriciden, kommt aber bei *Tupaia* und *Erinaceus* vor (Leche 1883).

Einzigartig unter den Mammalia ist bei den Soriciden die Verwachsung der M. gemellus, obturator externus und quadratus femoris zu einer einheitlichen Muskelmasse. Nach Leche (1883) tritt dies bei keinem anderen Säugetier auf.

Zusammenfassung

Es wurden funktionsmorphologische Untersuchungen an der Extremitätenmuskulatur von vier einheimischen Spitzmausarten aus zwei verschiedenen Unterfamilien durchgeführt. Neben drei terrestrischen Arten wurde eine semi-aquatische Art bearbeitet. Hinsichtlich der Ursprungs- und Ansatzstellen der einzelnen Muskeln bestehen sowohl Unterschiede zwischen den Unterfamilien als auch zwischen Gattungen und Arten.

Literaturverzeichnis

Ärnbäck-Christie-Linde, A. (1907): Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugetieren. — Morph. Jb. 36: 463—514.

Boye, P. (1988): Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Biologie der Schneemaus *Microtus nivalis* — Diplomarbeit Univ. Bonn.

Campbell, B. (1939): The shoulder anatomy of the moles. A study in phylogeny and adaptation. — Amer. Jour. Anat. 64: 1—39.

Churchfield, S. (1980): Subterranean foraging and burrowing activity of the Common shrew. — Acta Theriologica 25: 451—459.

Haines, R. W. (1954): The anatomy of the hand of certain insectivores. — Proc. zool. Soc. Lond. 5: 761—777.

Hebel, R. & M. W. Stromberg (1976): Anatomy of the laboratory rat. — The Williams and Wilkins Company (Baltimore).

Herter, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren — in: W. Kükenthal: Handb. d. Zool. 8, 9. Lfg., 1; W. de Gruyter Berlin.

Heydemann, B. (1960): Zur Ökologie von *Sorex araneus* und *Sorex minutus*. — Z. Säugetierk. 25: 24—29.

Howell, A. B. (1932): The saltatorial rodent *Dipodomys*: the functional and comparative anatomy of its muscular and osseus system. — Proc. Am. Acad. Sci. 67: 377—536.

Hutterer, R. (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex*. — Z. angew. Zool. 64: 353—367.

Hutterer, R. (1982): Biologische und morphologische Beobachtungen an Alpenspitzmäusen (*Sorex alpinus*). — Bonn. zool. Beitr. 33: 3—18.

Hutterer, R. (1985): Anatomical adaptations of shrews. — Mammal Review, Vol. 15, Nr. 1: 43—55.

Klingener, D. (1964): The comparative myology of four dipodoid rodents (genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista* and *Jaculus*). — Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Michigan 124: 1—100.

Leche, W. (1883): Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora, mit besonderer Berücksichtigung ihrer morphologischen Beziehungen zu derjenigen anderer Säugethiere. — K. Sv. Vet. Akad. Handl. Ser. 4, 20 (4): 1—113.

Löhrl, H. (1938): Ökologische und physiologische Studien an einheimischen Muriden und Soriciden. — Z. Säugetierk. 18: 114—143.

Niethammer, J. (1977): Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *Neomys anomalus*. — Z. Säugetierk. 42: 1—6.

Niethammer, J. (1978): Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *Neomys anomalus*. — Z. Säugetierk. 43: 321—330.

Niethammer, J. & F. Krapp, Hrsg. (1990): Handbuch der Säugetiere Europas Bd. — 3/I Akad. Verlagsges. (Wiesbaden).

Pruitt, W. (1957): A survey of the mammalian family Soricidae (shrews). — Säugetierk. Mitt. 5: 18—27.

Rausch, V. (1976): Vergleich von Extremitätenmuskulatur und Extremitätenknochen bei Stachelmaus (*Acomys dimidiatus*) und Hausmaus (*Mus musculus*) — Diplomarbeit Univ. Bonn.

Reed, Ch. A. (1951): Locomotion and appendicular anatomy in three soricoid insectivores. — Amer. Midl. Nat. 45: 513—666.

Richter, H. (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura*, Wagler 1832) in Mitteleuropa. — Zool. Abh. Ber. staatl. Mus. Tierk. Dresden 26: 219—242.

Ruthard, M. & R. Schröpfer (1985): Zum Verhalten der Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* unter Wasser. — Z. angew. Zool. 72: 49—57.

Schreitmüller, W. (1953): Einiges über die Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens* Pall.). — Z. Säugetierk. 17: 149—151.

Sharma, D. R. (1958): Anatomy of *Suncus murinus*. — J. Morph. 102: 427—535.

Stein, G. H. W. (1975): Über die Bestandesdichte und ihre Zusammenhänge bei der Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant). — Mitt. zool. Mus. Berl. 51: 187—198.

Vialleton, L. (1924): Morphologie generale Membres et ceintures des vertebres tetrapodes, critique morphologique du transformisme. — Doin, Paris.

Zender, D. (1993): Vergleichend und funktionell anatomische Untersuchungen am Extremitätenskelett einiger Soricidae. — Säugetierkundl. Inf. 17 (im Druck).

Dagmar Zender, Im Erfttal 17, 5350 Euskirchen 23.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 4	S. 527—542	Bonn, November 1992

New *Lygodactylus* taxa (Reptilia: Gekkonidae) from the Transvaal

N. H. G. Jacobsen

Abstract. This paper describes and compares three species and two subspecies of geckos of the genus *Lygodactylus* from the Transvaal. Their phylogenetic relationships to other *Lygodactylus* species belonging to the Austro-Oriental group or phylum are also discussed.

Key words. Reptilia, Gekkonidae, *Lygodactylus*, new taxa, Transvaal.

Introduction

The genus *Lygodactylus* Gray was revised by FitzSimons (1943), Loveridge (1947) and Pasteur (1964). Owing to the paucity of available material South African specimens and from the Transvaal in particular were lumped with existing recognised taxa. Pasteur (1964) recognised two distinct groupings or phyla extending into South Africa one of which he referred to as the Austro-Oriental phylum. This group he regarded as being relict, the species being separated by large distances. Such species included *L. methueni* FitzSimons, *L. rex* Broadley, *L. bonsi* Pasteur, *L. ocellatus* Roux and *L. bernardi* FitzSimons.

During a survey ot the herpetofauna of the Transvaal (Jacobsen, 1989) a number of specimens were considered to belong to the *Lygodactylus ocellatus* and *L. methueni* complexes but could not be conveniently placed. These specimens were mostly characterised by a different colour pattern, size, precloacal pore count as well as occupying a wider range of habitats. In some areas sympatry between the other members of the complex and *ocellatus* sensu stricto was observed. It is evident that a grouping on morphological grounds between *ocellatus* s. s. and the other observed taxa was very tenuous as they differed in colour, pattern, body form and had a greater range in size and precloacal pore count. The only morphological similarities with *ocellatus* s. s. are the entire mental and four pairs of scansors per digit. It is apparent that neither of these characters are invariant as *L. bernardi*, considered by Pasteur (1964) to be closely related to *L. ocellatus* s. s. (an observation which I fully support), has both a tripartite mental and five pairs of scansors on the toes. In this case the distinctive body form and colour pattern are the most pronounced supporters of such a relationship. This, together with their mutual habitat of highveld or montane grassland above 1500 m a. s. l. establishes a clear link.

Jacobsen (in press) described *L. montisnimbi* and related it to *L. methueni* on the basis of five pairs of adhesive lamellae at the tips of the digits. The former differed from the latter in colour pattern which mostly included a lateral series of black blotches from the neck to midway between fore and hindlimb. Most of the unplaced

Table 1: Percentage frequency of some morphological characters of taxa belonging to the *Lygodactylus methueni* complex.

Internasals	1	2	
graniticolus	100,0	0	n = 9
waterbergensis	100,0	0	n = 7
nigropunctatus	50,00	50,00	n = 52
incognitus	50,00	50,00	n = 12
montiscaeruli	60,00	40,00	n = 25

Upper labials	6	7	8	9	
graniticolus	0	44,44	55,56	0	n = 9
waterbergensis	16,67	33,33	16,67	33,33	n = 6
nigropunctatus	9,43	41,51	39,62	9,43	n = 53
incognitus	16,69	41,67	41,67	0	n = 12
montiscaeruli	4,17	25,00	58,33	12,50	n = 24

Lower labials	5	6	7	8	
graniticolus	10,00	80,00	10,00	0	n = 10
waterbergensis	0	57,14	28,57	14,28	n = 7
nigropunctatus	9,43	64,15	26,41	0	n = 53
incognitus	0	83,33	16,67	0	n = 12
montiscaeruli	4,17	37,50	58,33	0	n = 24

Chin shields	2	3	
graniticolus	70,00	30,00	n = 10
waterbergensis	85,71	14,28	n = 7
nigropunctatus	58,49	41,51	n = 53
incognitus	100,00	0	n = 12
montiscaeruli	66,67	33,33	n = 24

Precloacal pores	7	8	9	10	11	
graniticolus	0	80,00	20,00	0	0	n = 5
waterbergensis	0	0	100,00	0	0	n = 2
nigropunctatus	0	5,00	45,00	45,00	5,00	n = 20
incognitus	12,50	37,50	50,00	0		n = 8
montiscaeruli	50,00	50,00	0	0	0	n = 14

Greatest SVL (mm)	male	female	
graniticolus	37,5	39,5	n = 7
waterbergensis	39,5	36,0	n = 6
nigropunctatus	36,5	38,0	n = 50
incognitus	36,0	37,0	n = 12
montiscaeruli	35,0	37,0	n = 24

Greatest mass (g)	male	female	
graniticolus	1,60	1,80	n = 5
waterbergensis	1,35	1,40	n = 6
nigropunctatus	1,15	1,25	n = 49
incognitus	1,25	1,65	n = 7
montiscaeruli	1,00	1,35	n = 23

specimens referred to previously exhibited a similar colour pattern but differed in having only four pairs of scansors on each digit. These were therefore considered to be allied to *montisnimbi* but distinct according to the number of scansors on the digits. Such phena are widespread in the Transvaal from the Soutpansberg and Blouberg south to the Magaliesberg. In this paper five new taxa incorporating three species and two subspecies are described.

Material and Methods

During the course of this study 111 specimens were examined including all material in the Transvaal Museum (TM). Information collated included sex; snout-vent length (SVL); live mass: circumnarial scales; presence or absence of an internasal; number of supra-and infralabials; number of postmentals; number of gulars between posterior infralabials; number of scansors on the toes; precloacal pores in males; median subcaudal arrangement (following Pasteur 1964) and colour pattern including that of the gular and ventrum.

Character Analysis

Table 1 presents some of the character measures of the various forms under discussion.

Overlap in almost all characters is seen but on examining the character states, differences between species were observed. These are discussed in greater detail as follows:

Scutellation

1. Internasals: These range from 1—2. Only *graniticolus* and *waterbergensis* have exclusively one but sample sizes are small. The three forms of *nigropunctatus* show a uniformity in the frequency of one or two internasals, indicating a close relationship.

2. Upper labials: A similar picture is shown by the number of supralabials which in most species ranged from 6—9 with *graniticolus* exhibiting a relatively narrow range of seven or eight compared to the wide range shown by *waterbergensis*. The three forms of *nigropunctatus* again show a very similar frequency with seven or eight predominating.

3. Lower labials: The range of infralabials is more limited. In *graniticolus*, six has the highest frequency whereas *waterbergensis* ranges from 6—8 in decreasing order of frequency. Considering the three forms of *nigropunctatus*, the subspecies *incognitus* has predominantly 6, while the other two forms have a wider range of 5—7 but are mostly six or seven.

4. Chin shields: The frequency of chin shields in *graniticolus* and *waterbergensis* is similar with two predominating. Among the three *nigropunctatus* phena, *incognitus* stands out in having only two postmentals.

5. Precloacal pores: Considering the species pair *graniticolus* and *waterbergensis* the former has mostly eight and the latter nine although the sample size is small. The three forms of *nigropunctatus* show some divergence with typical *nigropunctatus* ranging from 8—11 but are mostly nine or ten while *incognitus* ranges from 7—9 and *montiscaeruli* seven or eight.

Size

1. Greatest snout-vent length (SVL): Absolute size is a useful measure should there be an adequate sample of each phenon but is of limited use if the converse is true. From Table 1 it is evident that the two taxa *graniticolus* and *waterbergensis* are very large while the *nigropunctatus* complex is smaller and similar in size to each other.

2. Mass: Greatest mass measured follows the tendency shown by greatest SVL.

Systematics

Lygodactylus nigropunctatus nigropunctatus sp. nov.

Type material. Seven specimens. Holotype: TM 58961, Farm Dientje 53KT, Pilgrims Rest district (2430DB), Transvaal, collector N. H. G. Jacobsen, 28 October 1980. Allotype: TM 58962, adult female, same data as holotype. Paratypes: TM 58953, 58956—7, 58967, adults with same data as holotype. Other material, 46 specimens as follows: TM 58972, 51929 Farm Bourke's Luck 454KT (2430DB), collector N. H. G. Jacobsen, TM 59017—8, 59035, Farm Nooitgedacht 345JS (2529DA), collector N. H. G. Jacobsen, 25 October 1981; TM 58992 Ntsweletau (2429DB), collector R. E. Newbery, 27 October 1980; TM 58996, 59020 Farm Leeuwfontein 188JR (2528BB), collector R. E. Newbery, 26 April 1981; TM 59005 Farm Rolle 235KU (2431CA), collector R. E. Newbery, 26 April 1981; TM 59012 Farm Mapochsgronde 500 JS (2529BB), collector N. H. G. Jacobsen, 25 March 1981; TM 59027, 59015, Farm Masleroems Oude Stad 840KS (2429DD), collector W. Petersen, 25 May 1982; TM 59024, Farm Lolamontes 682KS (2429DC), collector W. Petersen, 26 May 1982; TM 59025 Farm Tivoli 98KT (2430AC), collector N. H. G. Jacobsen, 24 October 1980; TM 59028 Farm Dal Josaphat 461KS (2429BD), collector R. E. Newbery, 30 October 1980; TM 59036 Farm Klipfontein 256JS (2529CA), collector W. Petersen, 1 April 1982; TM 59037 Farm Diepkloof 44JS (2529BA), collector W. Petersen, 27 May 1982; TM 59060 Pilgrims Rest (2430DD), collector R. E. Newbery, 13 April 1985; TM 52550 Farm Klipfontein 498JR (2528DB), collector O. Prozesky, 16 October 1978; TM 58951—2, 58955, 58970, 59029 Farm Garatouw 282KT (2430CA), collector N. H. G Jacobsen, 25 October 1980; TM 58963, 58966 Farm Maandagshoek 254KT (2430CA), collector N. H. G. Jacobsen, 25 October 1980; TM 59030 Farm Maandagshoek 254KT (2430CA), collector R. E. Newbery, 29 June 1982; TM 58965, 58973 Farm Holfontein 125KT (2430AD), collector N. H. G. Jacobsen, 26 October 1980; TM 58976, 58980, 59000, 59009, 59021, 59031 Farm Rietfontein 214JR (2528BC), collector W. van der Maelen, 25 July 1980; TM 58983, 58989, 58999, 59016, 59023 Farm Kuilfontein 324JP (2526CD), collector R. E. Newbery, 23 September 1980; TM 58990, 58994, 59004 Farm Zyferfontein 293JP, (2526CB), collector R. E. Newbery, 24 September 1980; TM 58988 Farm Nooitgedacht 392KT (2430CD), collector N. H. G. Jacobsen, 24 April 1981.

Type locality. Farm Dientje 53KT, 24 38' S, 30 47' E, Pilgrims Rest district, Transvaal.

Etymology. The specific name refers to the row of black spots usually observed dorsolaterally.

Diagnosis. *Lygodactylus nigropunctatus* differs from *L. ocellatus* in being primarily a larger gecko. Precloacal pores range from 7—11 in males. A different colour pattern with the total lack of typical *ocellatus* ocelli is noteworthy, coupled with the row of dorsolateral black spots on each side which characterise the species (Fig. 1a).

Description. Holotype: TM 58961, male, SVL 32,5 mm; tail 34,5 mm; mass 0,9 g.

Lepidosis. Head well developed, distinct from neck. Snout covered with heterogenous rounded granular scales, smaller on the crown of the head and down the middle of the snout becoming larger dorsolaterally and laterally; canthus rostralis poorly developed. Nostril oval and slightly oblique, surrounded by the rostral, first upper labial, an enlarged nasorostral and two granular scales. Two scales posterior to nasorostral larger than surrounding scales. Two granular scales separate the nasorostrals behind rostral. Upper labials seven. Palpebral spines 12 from anterior of eye to dorsum of eye. Mental slightly wider than deep, roughly heptagonal; postmentals three (two large, separated by one small); infralabials seven. Ventrally scales very slightly overlapping; four rows of glandular scales under thighs; precloacal pores 9, arranged in a forward directed V with four rows of scales anterior to cloaca. Four pairs of adhesive lamellae under 4th toe and 11 non-adhesive enlarged subdigital scales; digits terminate in claws with three subdigital scales anterior to claw. Caudal scales in obscure whorls, with seven scale rows per verticil dorsally and four ventrally. Tail regenerating. Subcaudal scales smooth and overlapping, proximally in a median series of 2, 1, 1, 2, 1, 1.

Colour. Greyish-brown to brownish-grey dorsally and laterally, with a dorsolateral row of black spots extending from the shoulder to the sacrum. Tail indistinctly marked with two rows of black spots and offwhite spots. Ventrally the holotype has grey speckling on the lower labials and on the gular while the grey from the sides intrudes ventrolaterally and irregular speckling also occurs ventrally. Lower abdomen, cloaca and subcaudals white without speckling, becoming grey distally.

Paratypes. Lepidosis: TM 58953 and 58957 have a single granule separating the nasorostrals, while the other paratypes have two as in the holotype. TM 58962 has 10 eyelid spines. With respect to the upper labials TM 58953 and TM 58962 differ in having nine and eight respectively. Postmentals mostly two with the exception of TM 58953 and 58960 which have an additional granule, while TM 58957 has three.

Colour. Similar to holotype with dorsolateral spots variable in number and clarity.

Other material. 46 additional specimens examined. Considerable variation exists in the number of upper labials ranging from 6—9 and lower labials from 5—7. Precloacal pores in males range from 8—11 and glandular scales on underside of thighs in 3—4 rows.

Colour. Variable from brownish-grey to grey, dark grey-brown or blue-grey with very pronounced spots to almost none. These spots may be black or have adjacent pale spots posteriorly. However these spots do not form ocelli. Some specimens exhibit a second row of spots laterally extending from midbody to the inguinal region.

Ventrally the gular region may be heavily to lightly speckled while the chest and abdomen may be offwhite to yellowish, speckled ventrolaterally with grey, in some specimens more heavily than in others.

Size. Mean adult male SVL (>25,0 mm) = 31,71 mm ±2,73 (1SD), n = 17, mass = 0,79 g ±0,26 (1SD), n = 17. Largest male SVL = 36,5 mm, mass = 1,4 g. Mean adult female SVL (>25,0 mm) = 33,14 mm ±3,23 (1SD), n = 28, mass = 0,89 g ±0,25 (1SD), n = 28. Largest female SVL = 38,0 mm, mass = 1,25 g (truncated tail).

Reproduction. Like all other *Lygodactylus* species, *nigropunctatus* is oviparous laying two eggs at a time.

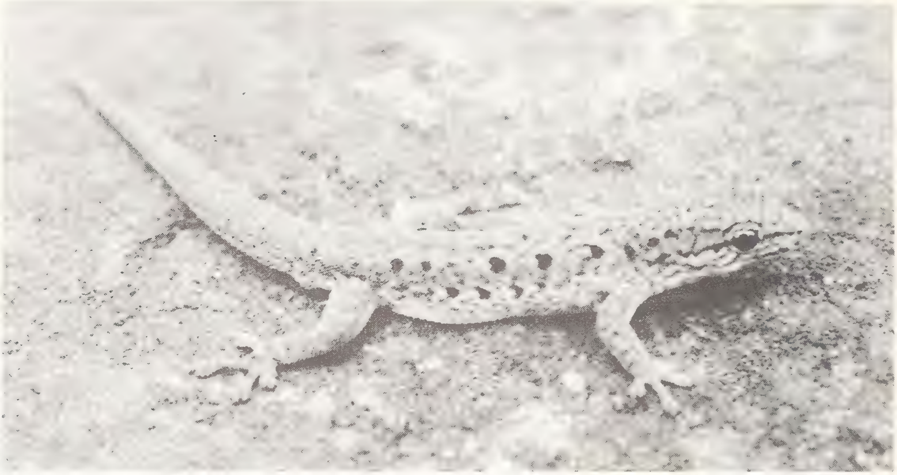
Habitat. *Lygodactylus n. nigropunctatus* is rupicolous usually found foraging on boulders, taking refuge in crevices or under rock on rock. Occurs on rocky outcrops in varying veld types at altitudes of 700—800 m a. s. l. Usually observed singly but pairs or small family groups are found.

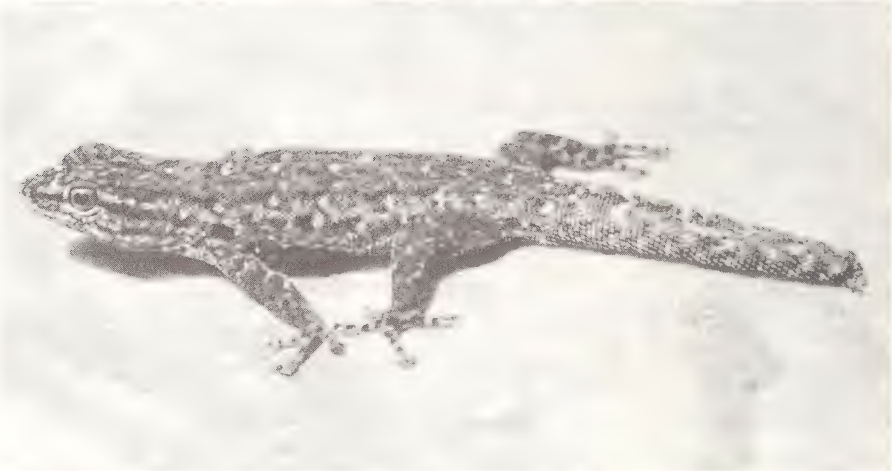
Distribution. The species is widespread in the Transvaal, the nominate race absent from the Soutpansberg, Blouberg and the Waterberg (Fig. 2).

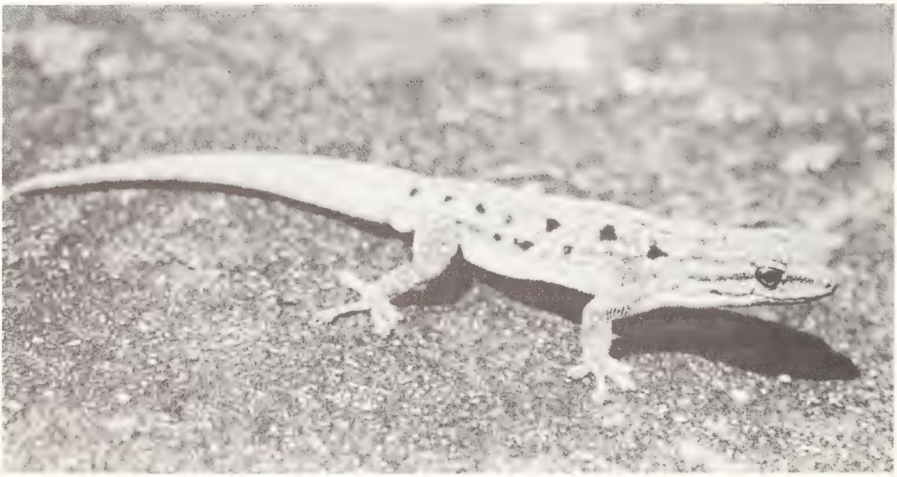
Remarks. Although in the past mostly incorporated in *ocellatus*, members of the *nigropunctatus* species group appear more closely related to *methueni/montisnimbi*. Reasons for this include the large size of the taxa (Fig. 3) as well as the arrangements of black spots or blotches and other aspects of the colour pattern. Populations of *nigropunctatus* sympatric with *ocellatus* sensu stricto have a greater number of precloacal pores than *ocellatus*. The current distribution patterns of *ocellatus* and *nigropunctatus* show that parallel evolutionary development may have taken place. The fact that a subspecies of *nigropunctatus* has reached the Blouberg an Makgabeng gives an indication that it is either an older or a more adaptive species than *ocellatus* which is apparently absent from these mountains, reaching according to current knowledge as far west as the Waterpoort in the Soutpansberg. The two species are found in sympatry on the farms Dientje 53KT, Flynn 217KS, Mapochsgronde 500JS and Nooitgedacht 392KT as well as in the Soutpansberg. On Dientje 53KT, *ocellatus* occurs on the crest or summit of the hills while *nigropunctatus* is found along the slopes.

Lygodactylus nigropunctatus incognitus subsp. nov.

Type material. 12 specimens. Holotype: TM 59058 Farm Outlook 789MS (2229DD), Soutpansberg district, Transvaal, collector R. E. Newbery, 3 November 1985. Allotype: TM 59056 adult female, same data as holotype. Paratypes: TM 59057 same data as holotype; TM 58947 Farm Bluegumspoort 779MS (229CD), collector N. H. G. Jacobsen, 30 January 1979; TM 59026 Farm New Gate 902MS (2229DD), collector R. E. Newbery, 26 June 1981; TM 59054 Farm Highfield 797MS (2229DD), collector N. H. G. Jacobsen and R. E. Newbery, 20 October 1984; TM 59055 Farm Peover 772MS (2229DC), collector R. E. Newbery, 6 November 1985;







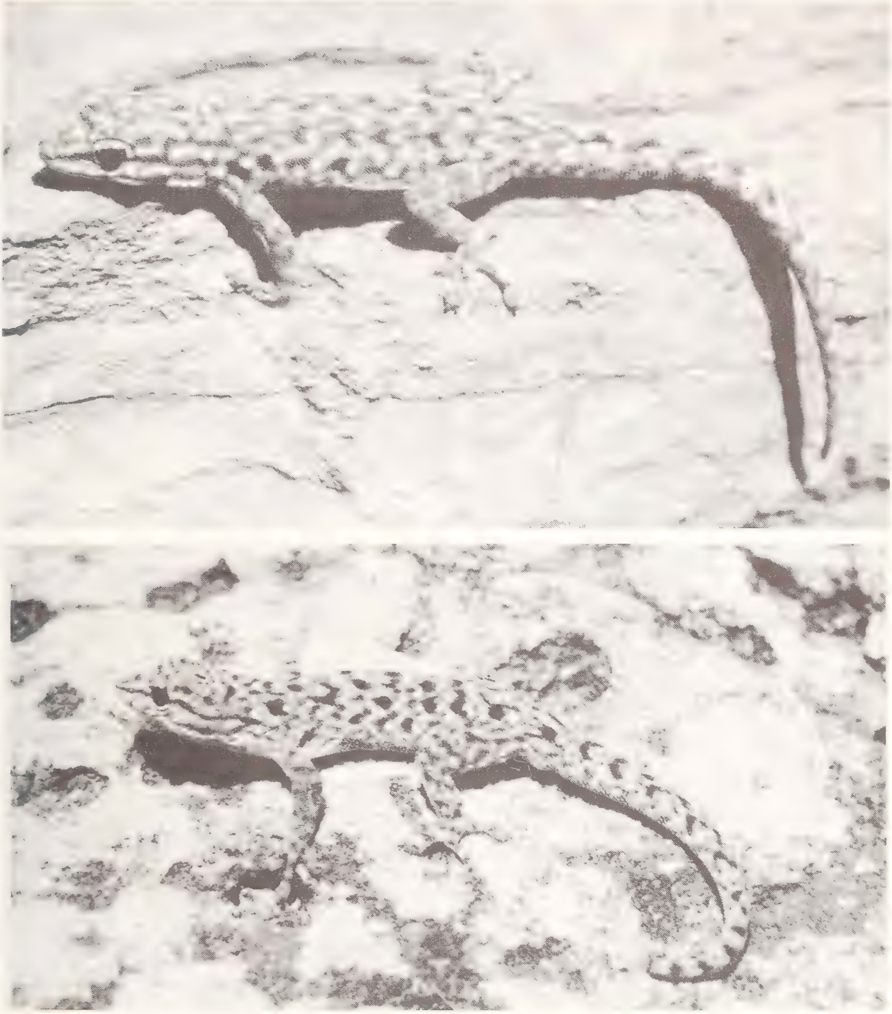


Fig. 1: New *Lygodactylus* taxa from the Transvaal. (Left top to bottom, right top to bottom). a. *L. n. nigropunctatus*; b. *L. n. incognitus*; c. *L. n. montiscaeruli*; d. *L. graniticolus*; e. *L. waterbergensis*.

TM 30450—1 4 mls (6,4 km) west of the Punchbowl Hotel (2229DD), collector W. D. Haacke, 16 January 1965; TM 19231—2 and 4, above Louis Trichardt (2229DD), collector V. FitzSimons, 9 October 1938.

Type locality. Farm Outlook 789MS, 22 59' S, 29 51' E, Soutpansberg district, Transvaal.

Etymology. The subspecific name refers to the poorly marked and difficult to recognise taxon.

Diagnosis. Very similar to typical *nigropunctatus*, differing in having exclusively two postmental scales, precloacal pores mostly (87,5 %) eight or nine and lower labials six, rarely five or seven. Apparently restricted to the Soutpansberg. The black dorsolateral spots are relatively indistinct (Fig. 1 b).

Description. Holotype: TM 59058, male. SVL 34,0 mm; tail 39,0 mm; mass 1,25 g.

Lepidosis. Head well developed, broader than neck. Snout covered with flattened, rounded scales larger on crown of head. Rostral much broader than high, subpentagonal; nostril oval, oblique posteriorly and surrounded by rostral, 1st upper labial, nasorostral and two elongate granular scales; nasorostrals separated by a single granule; nasorostrals in contact with a large scale posteriorly. Eyelod spines reduced and four in number; upper labials 7/7. Mental pentagonal, bordered posteriorly by two enlarged chin shields; lower labials 7/7; gular scales between posterior lower labials 28; gular scales round and imbricate. Dorsal scales granular, relatively homogeneous, along the spine juxtaposed gradually increasing in size laterally. Limbs well developed, pentadactyl, 1st digit greatly reduced. Distal part of digits expanded, with four pairs of adhesive lamellae and 10 non-adhesive subdigitally. Ventral scales imbricate and overlapping; three rows of glandular scales along thighs, preloacal pores eight arranged in an inverted V followed by four rows of scales anterior to the cloaca. Tail original, virtually non-verticillate, six supracaudals and four subcaudals per verticil; median subcaudals arranged aperiodically 2, 1, 2, 1, 2, 1 or 2, 1, 1, 2, 1, 1; scales on tail overlapping.

Colour. Grey dorsally, darker in a broad band from the tip of the snout over the eyes to the base of the tail. Irregular scattered pale, dark edged blotches are found paravertebrally. Limbs dark grey with irregular light and dark markings. Dorsal surface of tail grey with pale, dark edged wavy stripes extending from the base of the tail becoming indistinct distally. Dorsolaterally grey with irregular pale dark-edged blotches in a well defined row. Below this blotches less pronounced, but three black blotches prominent, one on the shoulder and two posteriorly. A dark stripe extends from the nostrils through the eye to the shoulder. Ventrally offwhite with irregular dark grey spots or blotches under the throat, and dark speckling on the belly.

Paratypes. Similar to holotype.

Lepidosis. TM 59056 has the nasorostrals separated by two granules and only six eyelid spines. TM 59057, 58947 and 59054 differ in having eight upper labials, while TM 30450 and 59026 have six.

Colour. Similar to holotype, males apparently having variable sizes and numbers of black spots or blotches laterally which may be absent in females. Ventrally colour may be offwhite to yellow. Inside of thighs may be heavily spotted with grey.

Size. Mean adult SVL = 33,87 mm ±1,7 (1SD), n = 12. Adult males reach 36,0 mm SVL and a mass of 1,25 g and adult females 37,0 mm and 1,65 g respectively. Mean male SVL = 33,5 mm ±1,70 (1SD), n = 4, mass = 1,25 g ±0,35 (1SD), n = 3.

Reproduction. Oviparous, two eggs measuring 8,34 x 6,63 mm (n = 14), range 7,6—8,8 x 6,3—6,9 mm, with a mass of 0,15—0,2 g, are laid separately under a rock on rock during mid- to late summer.

Distribution. This subspecies is apparently restricted to the Soutpansberg in the northern Transvaal (Fig. 2).

Habitat. These diurnal, rupicolous geckos are found on rocky outcrops along the summits of the southern range in veld types 8 and 20 (Acocks, 1975), and at altitudes of 1400—1600 m a. s. l. In habits very similar to other rupicolous *Lygodactylus* species, in that it also slips around the furthest side of a boulder if disturbed. They are highly cryptic and difficult to spot.

Remarks. *Incognitus* differs from the nominate race in several respects which together appear sufficient to elevate the phenon to subspecific rank. It is also apparently allopatric to the nominate race which in the future may further enhance the differences currently perceived. Differentiation is however limited possibly owing to relatively recent isolation, similar to that of sympatric *Lygodactylus ocellatus soutpansbergensis* and possibly at the same time.

Lygodactylus nigropunctatus montiscaeruli subsp. nov.

Type material. 11 specimens. Holotype: TM 58995, adult male, Farm Beauley 260LR (2329AA), Bochum district, Transvaal, collector N. H. G. Jacobsen und R. E. Newberry, 18

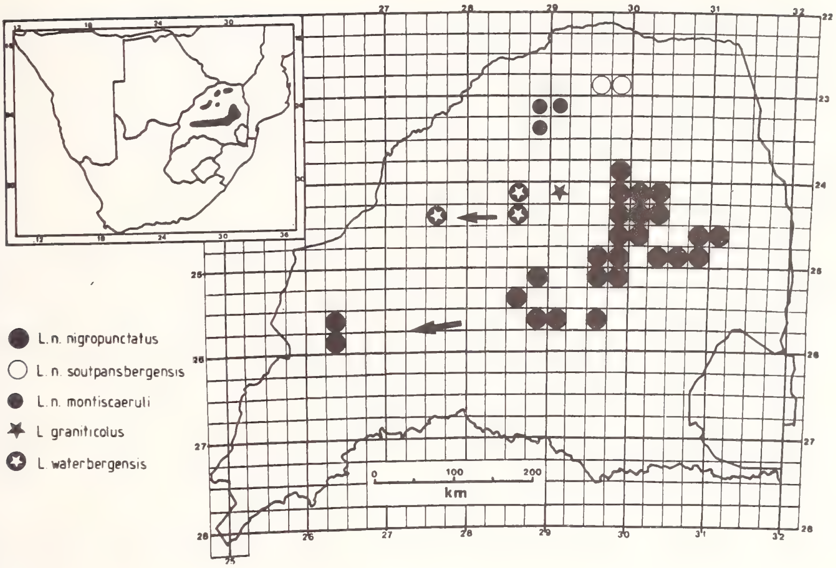


Fig. 2: Distribution of new *Lygodactylus* taxa in the Transvaal and in southern Africa.

May 1982. Allotype: TM 59014, adult female, same data as holotype. Paratypes. TM 58974, 58979, 58997, 59003, 59006, 59014, 59032, same data as holotype. TM 59013, 59033—4, same data as holotype except they were collected on the 19 May 1982.

Type locality. Farm Beauley 260LR, 23 4' S, 29 0' E, Bochum district, Transvaal.

Etymology. The subspecific epithet refers to the Blouberg (Blue mountain) which appears to form the centre of distribution of the taxon.

Diagnosis. Very similar to both *nigropunctatus* and *incognitus*, differing in having chin shields numbering two or three, precloacal pores seven or eight and median subcaudals arranged 2, 1, 1, 2, 1, while it appears to be restricted in range to the Makgabeng hills and Blouberg (Fig. 1c).

Description. Holotype: TM 58995, adult male. SVL 32,0 mm; tail 37,0 mm; mass 0,95 g.

Lepidosis. Head distinct from neck, snout blunt; rostral much broader than high, subhexagonal; nostril directed posteriorly and obliquely, surrounded by rostral, 1st upper labial, nasorostral and two granular scales; nasorostrals separated by a single rounded granular scale; nasorostral followed posteriorly by one enlarged scale; scales on snout larger than on crown of head; roughly eight spiny eyelid scales but somewhat obscure; upper labials 9/7. Mental subpentagonal, bordered posteriorly by two enlarged chin shields. Lower labials 6/6; gulars between posterior infralabials 25; gulars imbricate and overlapping. Dorsal scales granular, more or less homogeneous, not noticeably larger laterally. Limbs well developed but short, pentadactyl with the 1st digits greatly reduced. Distal parts of digits expanded with four pairs of adhesive and 11 non-adhesive lamellae subdigitally. Ventral scales imbricate and overlapping; four rows of glandular scales along underside of thighs; precloacal pores eight in a forward directed chevron with four scale rows of large scales and four rows granules anterior to the vent. Caudal scales faintly verticillate, 6—7 scales dorsally and four scales per whorl ventrally. Dorsally and ventrally caudal scales overlapping and median subcaudals aperiodic, and arranged in a series of 2, 1, 1, 2, 1, 1. Tail original and in a ratio of 1,15 : 1 with SVL.

Colour. Grey to greybrown dorsally with an interrupted blackish stripe from the neck to midway down the body. Dorsolaterally a row of blackish spots or blotches extend from the posterior margin of the head almost to the sacrum and fades on the tail. Laterally a dark stripe extends from the nostrils through the eye to the shoulder. A row of smaller spots is found between the fore and hindlimbs. Dorsolaterally a row of pinkish orange markings are found along the tail with darker markings laterally. Ventrally offwhite with irregular greybrown markings under the gular. Ventrolaterally the belly is spotted with grey but this diminishes towards midabdomen. Some spotting on underside of limbs and tail, pigmentation becoming more intense distally on the tail.

Paratypes. Similar to holotype but differ in that the upper labials range from 7—9 while the lower labials range from 5—7 and chin shields two or three. TM 59014 has 26 gular scales between the posterior lower labials. Precloacal pores in males range from 7—8. No glandular scales or pores in females. Original tail in ratios of 1,15—1,29: 1 to SVL.

Colour. Grey to greybrown, mostly similar to the holotype. TM 59003 distinctly spotted or blotched dorsolaterally, spots extending to, but fading in intensity on the base of the tail. Ventrally similar to holotype. TM 58974, a female without dorsolateral spots.

Other material. Incorporates additional 14 specimens examined. Very similar to the type series but original tail in ratios ranging from 1,06—1,44 (X = 1,22) to SVL.

Colour. Very similar to that of the type series.

Size. Mean adult SVL (>26,5 mm) = 32,0 mm ±2,79 (1SD), n = 23, mass = 0,90 g ±0,22 (1SD), n = 22. Adult males reach 35,0 mm SVL and a mass of 1,4 g. Mean male SVL (>26,5 mm) = 31,96 mm ±1,95 (1SD), n = 14, mass = 0,88 g ±0,19 (1SD), n = 13. Adult females reach 37,0 mm SVL and a mass of 1,35 g. Mean adult female SVL (>26,5 mm) = 32,06 mm ±3,91 (1SD), n = 9, mass = 0,94 g ±0,26 (1SD), n = 9.

Reproduction. Oviparous, two eggs measuring 7,0—8,3 x 4,5—6,2 mm (mean 7,8 x 5,7 mm, n = 8) with a mass of 0,1—0,15 g (mean 0,13 g, n = 6), are laid at a time under rock on rock. Three pairs of ova were collected in a pocket under rock on the farm Urk 10LS in late summer.

Distribution. This subspecies is only known from the Blouberg and a low-lying plateau-like offshoot, the Makgabeng (Fig. 2).

Habitat. Almost exclusively rupicolous, occupying rocky outcrops and cliffs along the Blouberg and Makgabeng. Occassionally climbs trees. Usually takes refuge in vertical and horizontal crevices on boulders or rock faces. Mixed vegetation in veld types 18, 19 and 20 (Acocks 1975) at altitudes of 950—1300 m a. s. l. Usually observed singly, occasionally in pairs.

Remarks. Allopatrically separated from both the nominate form and *incognitus*, differing from both of these in the number of precloacal pores and median subcaudal scale ar-

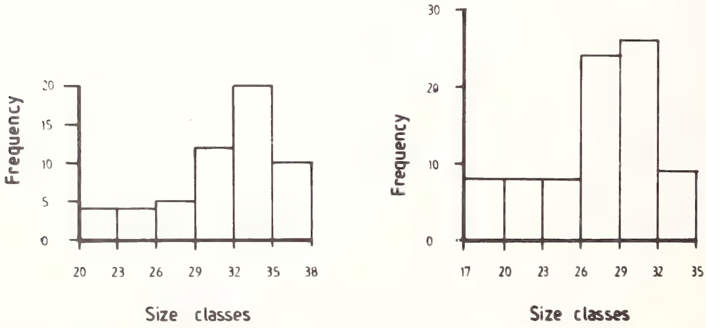


Fig. 3: Comparative frequency of SVL of *L. nigropunctatus* (left) and *L. ocellatus* (right).

rangements. *Montiscaeruli* appears to be the most northwestern form of *nigropunctatus* and at the end of a ring cline with gradually increasing number of precloacal pores from northwest to southwest. Viewed on its own this character would be insufficient to justify subspecific status for these populations. However, the aperiodic arrangement of the median subcaudals is such that *montiscaeruli* is closer to the nominate *nigropunctatus* than to *incognitus* and vice versa in the case of the precloacal pores. Table 1 provides a comparison of these taxa.

Lygodactylus graniticolus sp. nov.

Type material. 10 specimens. Holotype: TM 5940, adult male, Percy Fyfe Nature Reserve (2429AA), Potgietersrus district, Transvaal, collector R. E. Newbery, 28 November 1979. Allotype: TM 58942, adult female,same data as for holotype. Paratypes: TM 58941, 58943—4 same data as for holotype, TM 41732—3, same locality as holotype, collector N. H. G. Jacobsen, 22 May 1972, TM 64763—4, 64767, same locality as holotype, collector N. H. G. Jacobsen, 29 May 1986.

Type locality. Percy Fyfe Nature Reserve, 24 2’ S, 29 5’ E, Potgietersrus district, Transvaal.

Etymology. The species appears to be exclusive to the granitic hills in the area.

Diagnosis. A large gecko (Fig. 1d) distinguished by the ovate expanded portion of the digits and rounded dorsal scales (Fig. 4), as well as its restricted habitat and distribution (Fig. 2).

Description. Holotype: TM 58940, adult male. SVL 37,5 mm; tail 37,5 mm; mass 1,6 g.

Lepidosis. Head well developed and slightly wider than the neck. Snout slightly rounded, rostral wider than high, roughly hexagonal; nostril oval and directed slightly posteriorly; circumnarials include rostral, 1st upper labial, nasorostral and two granular scales; nasorostrals separated by a single granular scale; nasorostrals followed posteriorly by two enlarged scales; no spiny eyelid scales; upper labials 8/8. Mental subhexagonal bordered posteriorly by three postmentals. Lower labials 7/6; gulars between posterior infralabials 20; gulars imbricate and slightly overlapping. Dorsal granular scales roughly homogeneous but larger ventrolaterally. Limbs well developed but short, pentadactyl; 1st digits greatly reduced; distal portions of remaining digits expanded (broadly ovate) and covered with four pairs of adhesive lamellae; ventrally 10 enlarged subdigital scales occur proximally. Four rows of glandular scales under each thigh; precloacal pores 9 arranged in a curved row with roughly four scale rows posteriorly. Caudal scales whorled with seven scale rows dorsally and four ventrally. Dorsally, scales appear juxtaposed with some overlap between adjacent scale rows. Ventrally scales subhexagonal, imbricate and overlapping. Tail regenerating, median subcaudal arrangement obscured.

Colour. A greybrown to brownish band paravertebrally from snout to tail, tapering off on the base of the tail. A row of pale centred ocelli extends dorsolaterally from behind the eye onto the base of the tail. Laterally grey with a row of pale centred ocelli extending from the neck over the shoulder to the groin. Limbs grey variegated with offwhite. Regenerated tail irregularly streaked with greybrown longitudinally. Ventrally, grey spotting on gular, more extensive on lower labials. Chest and belly white to creamy; glandular rows on underside of thighs straw coloured. Underside of tail white becoming pigmented ventrolaterally.

Paratypes. Similar to holotype but with a range in SVL of 35,0—39,5 mm and a mass of 1,55—1,8 g. TM 58942 has four circumnarial scales. Upper labials range from 7—8. TM 41733 has only five lower labials. Chin shields mostly two (70 %). Subdigital lamellae 10—11. Precloacal pores in males eight (TM 58941, 41733, 64764). Glandular scales and precloacal pores absent in females. Median subcaudal scales of TM 58942 arranged roughly 1, 2, 1, 2, 1, 2. Ratio of tail to SVL 1,14 : 1 in TM 58942.

Colour. As for holotype with dark spotting and occasional ocelli down the back. Dark blotches may be found laterally behind the shoulders and midway between fore and hind limbs (Fig. 1d). Females lack the straw-coloured glandular scales under the thighs.

Size. Mean adult SVL = 36,64 ±1,52 (1SD), n = 7, mass = 1,62 g ±0,19 (1SD), n = 5. Adult males reach 37,5 mm SVL and a mass of 1,6 g. Mean male SVL = 36,33 ±1,04 (1SD),

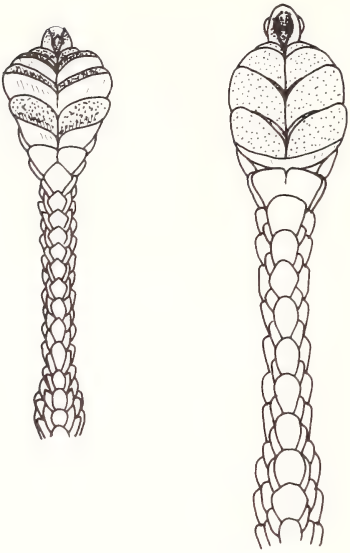


Fig. 4: Comparative morphology of the 4th toe of *L. graniticolus* (right) and *L. waterbergensis* (left).

n = 3, mass = 1,47 ±0,17 (1SD), n = 2. Adult females reach 39,5 mm SVL and a mass of 1,8 g. Mean female SVL = 36,87 mm ±1,93 (1SD), n = 4, mass 1,72 g ±0,14 (1SD), n = 3.

Reproduction. Oviparous, two full term ova measuring 8,1 x 5,4—5,6 mm were measured in situ in a female during November. Another female was also gravid with two developing ova at this time.

Distribution. This species os only known to date from the granite outcrops and hills on the Percy Fyfe Nature Reserve (Fig. 2).

Habitat. This gecko appears to be exclusively rupicolous inhabiting crevices between boulders on rocky outcrops in veld type 20 (Acocks 1975) at an altitude of 1500 m a. s. l. They appear to be solitary but on rare occasions two may be found together.

Remarks. An isolated species but presumably more widespread on granite boulders in the Lunsklip area than the collecting suggests. A distinct endemic species which resembles other large species such as *rex* and *methueni* in size but appears to be more closely related to the *bonsi* group according to morphology and colour. This tends to contradict the evidence of lineage proposed by Pasteur (1964). Relationships need to be re-evaluated on the basis of morphological features including colour pattern.

Lygodactylus waterbergensis sp. nov.

Type material. Seven specimens. Holotype: TM 58939, Farm Sterkrivier Nedersetting (SRNS) 253KR, Potgietersrus district (2428BA), Transvaal, collector R. E. Newbery, 20 March 1980. Allotype: TM 58969, same data as holotype. Paratypes: TM 58998, 64842, same data as holotype except that the latter were collected on 2 April 1986. TM 59002, Farm Buffelshoek 277KR, Potgietersrus district (2428BC), Transvaal, collector R. E. Newbery, 20 March 1980; TM 59040—1, Farm Groothoek 278KQ, Thabazimbi district (2427BC), Transvaal, collectors N. H. G. Jacobsen and R. E. Newbery, 27 November 1984.

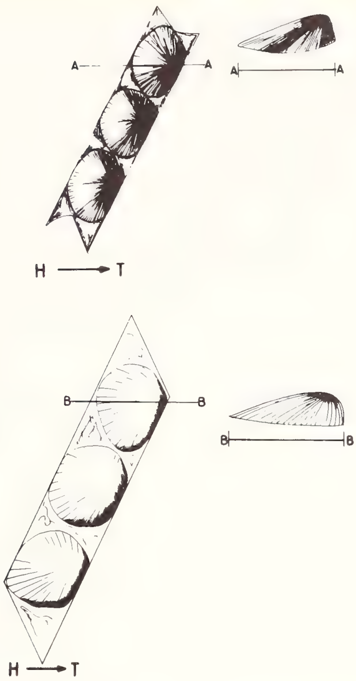


Fig. 5: A comparison of the dorsal granules of *L. waterbergensis* (top) and *L. graniticolus* (bottom).

Type locality. Farm Sterkrivier Nedersetting 253KR, 24 12’ S, 28 42’ E, Potgietersrus district, Transvaal.

Etymology. Apparently endemic to the Waterberg, hence the specific name.

Diagnosis. *Lygodactylus waterbergensis* is closely related to *L. graniticolus* differing in colour pattern (Fig. 1 e), the round to obovate distal expansions of the digits and the conical dorsal granular scales (Fig. 5). Median subcaudals are aperiodically arranged 2, 1, 1, 2, 1, 1, 2, 1, 1.

Description. Holotype: TM 58939, adult male, SVL 39,5 mm; tail 42,5 mm; mass 1,35 g.

Lepidosis. Head not distinct from the neck. Snout rounded, rostral subhexagonal, much wider than high; nostril round and laterally directed; circumnarials include rostral, 1st upper labial, an enlarged nasorostral and two granular scales; nasorostral separated by a single granular scale; nasorostral followed posteriorly by two enlarged scales. Scales on snout twice as large as on crown of head. Spiny eyelid scales reduced or absent. Upper labials 6/6. Mental large, subpentagonal followed posteriorly by two chin shields; lower labials 6/6. Dorsal scales small, juxtaposed, raised posteriorly. Ventrally gular scales in 20 rows between posterior lower labials; gular scales subimbricate and overlapping. Chest and abdomen scales hexagonal, imbricate and overlapping. Four rows of glandular scales on inside of thighs and nine precloacal pores arranged in a shallow forward directed curve. Digits obovately expanded at the tip with four pairs of adhesive lamellae distally and 11 enlarged subdigital scales proximally. Caudal scales whorled and overlapping. Tail regenerating, and in a ratio of 1,14 : 1 with SVL. Subcaudals irregular as tail regenerating but does appear to indicate a median series arrangement of 2, 1, 1, 2, 1, 1. Tail verticillate with 6—7 supracaudals and 3—4 subcaudals per verticil.

Colour. Grey dorsally with irregular rows of dark spots and interrupted bars extending posteriorly from the snout. Tail with spaced dark, white margined crossbars becoming pointed posteriorly. Tail variably spotted with offwhite. A dark eye stripe extends from the nostril through the eye to the ear and onto the shoulder. A second stripe extends from the angle of the jaw to the shoulder. Laterally brownishgrey with irregular black spots between fore and hindlimbs. Limbs greybrown with variable dark spots and blotches. Ventrally gular speckled with grey. Median chest and belly offwhite with dark speckling ventrolaterally. Underside of thighs brownish- to straw yellow. Underside of tail offwhite with intermittent speckling becoming denser ventrolaterally.

Paratypes. Lepidosis. Similar to holotype but circumnarials four in TM 58969. Variation found in the upper labials which range from 7—9; lower labials range from 6—8; Gular scales between posterior lower labials 21 in TM 58969; TM 59040 has three chin shields. Precloacal pores and glandular scales absent in females. Tail to SVL ratio range from 1,09—1,17 : 1. Median subcaudals in TM 58969 arranged in a series of 2, 1, 1, 2, 1, 1.

Colour. As for holotype. TM 58969 darker with a regular row of dorsolateral dark centered ocelli extending from the neck to the sacrum and diminishing on the base of the tail. TM 59002 shows some resemblance to *L. graniticolus*, in colour and colour pattern.

Size. Mean adult SVL = 35,1 mm ±3,24 (1SD), n = 5, mass = 1,15 g ±0,32 (1SD), n = 5. Largest male SVL = 39,5 mm, mass = 1,35 g. Largest female SVL = 36,0 mm, mass = 1,40 g.

Reproduction. Not known but probably oviparous.

Habitat. A rupicolous gecko found basking on sandstone boulders in grassland or scrub, taking refuge in crevices between rocks. Found in veld type 20 (Acocks 1975) at altitudes of 1500—2000 m a. s. l.

Distribution. Widespread but endemic to the high-lying scarp of the Waterberg from Thabazimbi in the southwest to Hanglip in the northeast (Fig. 2).

Remarks. This species differs from *graniticolus* but appears to be closely related both with regard to size as well as colour pattern. This species which is allopatric to *graniticolus* has separated from the latter long enough to have evolved into a separate taxon. It represents the most westward form of what Pasteur (1964) calls the Austro-Oriental phylum retaining the altitudinal preferences which were probably the normal habitat of the ancestral stock.

Discussion

From the foregoing it appears that there are four separate species groups found in the Transvaal all apparently related according to the paucity of distinguishing morphological characters. These groups include *methueni*, *ocellatus*, *nigropunctatus* and *graniticolus.*

According to Pasteur (1964) these groups would form part of the Austro-Oriental phylum which originated in Central Africa and dispersed southwards reaching maximum extension in the Transvaal. Subsequent isolation, possibly of climatic origin, left relict populations widely separated, such as *L. rex* in Malawi and *L. methueni* in the Woodbush 1000 km apart or in the other evolutionary line, with *L. bonsi*, *L. bernardi* and *L. ocellatus* separated from each other by 400—600 km. In this paper it is evident that the *methueni* complex, although a geographical relict is in the process of diversification.

Pasteur (1964) also distinguished the *rex/methueni* group from the *bonsi* group on the basis of size (exceeding 40,0 mm SVL), sexual dimorphism with males larger than females, and a tail which is 1,2 times longer than SVL, dorsal colouration and a range of 9—11 precloacal pores. Many of the taxa described in this paper show characters which overlap with those discussed by Pasteur (op. cit) for the *rex* and *bonsi* complexes. What are the true relationships ? A retention of the lineages suggested by Pasteur (1964) are feasible but distinguishing characters difficult to define. Should this approach be upheld, the relationships would follow those suggested in fig. 6.

All species with the exception of *L. rex* and to a lesser extent *L. methueni* are rupicolous indicating a common ancestry and distinct from the remainder of *Lygodactylus* species. These are all arboreal although many species are found on the walls of houses and even on rocks away from trees.

The transition to a rupicolous way of life is of considerable significance and possibly relates to a paucity of trees as the ancestral stock moved south. Pasteur (1964) mentions in this context an adaptive zone which according to Simpson (1953) refers to a way of life and not a place where life is led. This adaptive zone must have been along the eastern escarpment of Africa which experienced considerable climatic

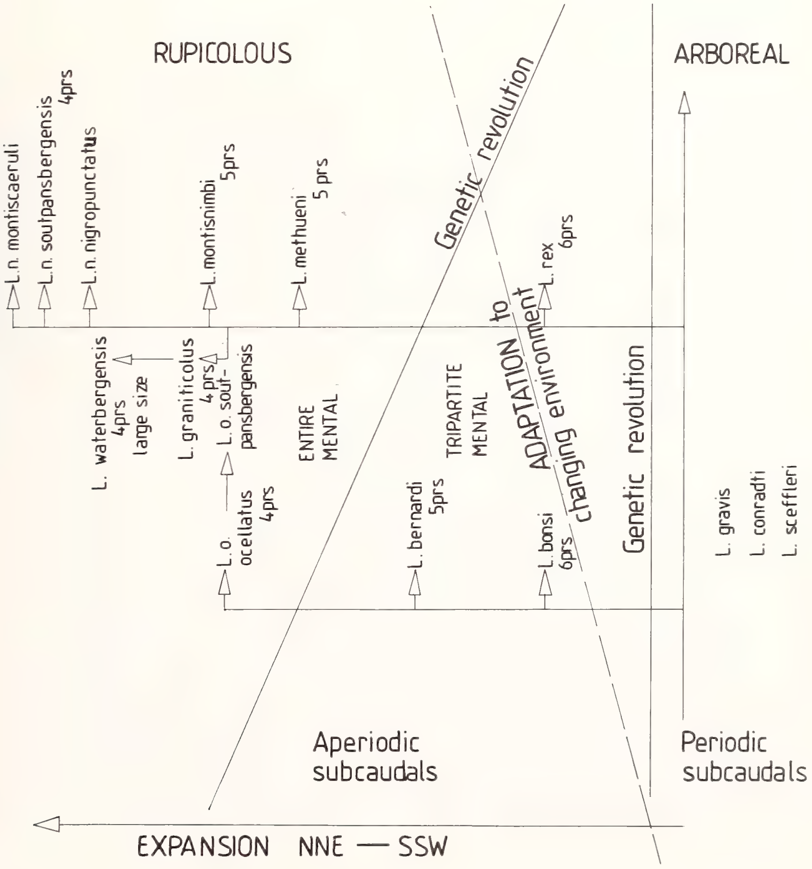

RUPICOLOUS
ARBOREAL
L. n. montiscaeruli
L. n. soutpansbergensis
4prs
L. n. nigropunctatus
L. montisnimbi
5prs
L. methueni
5 prs
Genetic revolution
L. rex
6prs
L. waterbergensis
4prs
large size
L. graniticolus
4prs
L. o. sout-
pansbergensis
ENTIRE
MENTAL
TRIPARTITE
MENTAL
ADAPTATION to
changing environment
Genetic revolution
L. o.
ocellatus
4prs
L. bernardi
5prs
L. bonsi
6prs
L. gravis
L. conradti
L. sceffleri
Aperiodic
subcaudals
Periodic
subcaudals
EXPANSION NNE — SSW

Fig. 6: Evolution of the Austro-Oriental phylum (adapted from Pasteur 1964).

fluctuations during the Pleistocene with resultant expansion and contraction in the number of trees (Cooke 1964).

The two evolutionary lines proposed by Pasteur (1964) for the Austro-Oriental phylum reach their southern limit in the Transvaal where a further adaptive zone developed enabling species to live in more arid environments and at lower altitudes. This change is no doubt correlated to their change to a rupicolous lifestyle. Subsequent isolation from parent stock produced the large number of taxa described in this report.

Acknowledgements

I gratefully acknowledge the invaluable assistance of Richard Newbery, Wally Petersen, Jack Makola, Daniel Ledwaba, Aaron Mathebula, Job Motsamai and those other assistants who from time to time assisted in the collecting of specimens. Also acknowledged are the Transvaal landowners who permitted access to their properties. Miss J. Matthews is thanked for the monochrome prints made from slides while Miss T. Canninga prepared the other illustrations. Finally the Chief Director of the Chief Directorate: Nature and Environmental Conservation is thanked for continued support and for permission to publish this article.

Zusammenfassung

Die Arbeit beschreibt und vergleicht drei Arten und zwei Unterarten von Geckos der Gattung *Lygodactylus* aus dem Transvaal. Ihre phylogenetischen Beziehungen zu anderen süd- und ostafrikanischen Arten von *Lygodactylus* werden ebenfalls betrachtet.

References

Acocks, J. P. H. (1975): Veld types of South Africa. — Mem. bot. Surv. S. Afr. 40: 1—128.

Broadley, D. G. (1963): Three new lizards from south Nyasaland and Tete. — Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 13 (6): 285—288.

Cooke, H. B. S. (1964): The Pleistocene environment in Southern Africa. — Monogr. Biol. 14: 2—23.

Fitz Simons, V. F. M. (1943): The lizards of South Africa. — Transv. Mus. Mem. 1: 1—528.

Jacobsen, N. H. G. (1989): A herpetological survey of the Transvaal. — Unpubl. Ph. D. thesis, University of Natal, Durban.

Jacobsen, N. H. G. (in press): Description of a new species of *Lygodactylus* (Reptilia: Gekkonidae) from the north-eastern Transvaal. — Ann. Transv. Mus.

Loveridge, A. (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard 98 (1): 3—469.

Pasteur, G. (1964): Recherches sur l'evolution des lygodactyles, lezards afro-malgaches actuels. — Trav. Int. Scient. Cherif. Ser. Zool. 29: 5—132.

Roux, J. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Südafrika. — Zool. Jb. Abt. Syst. 25: 406—407.

Simpson, G. G. (1953): The major features of evolution. — pp. 434. Columbia University Press, New York.

N. H. G. Jacobsen, Chief Directorate: Nature & Environmental Conservation, P. O. Box 59019, KAREN PARK 0118, Rep. of South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 4	S. 543—544	Bonn, November 1992

Philonthus roeri sp. n. from Okavango, Namibia (Coleoptera, Staphylinidae)

Horace Last

During his entomological expeditions to the Namibian part of the Okavango in January of 1988 Dr. H. Roer collected in light traps several species of *Philonthus* (Staphylinidae). Among them I found a new species which I name after the collector of the type specimen.

Philonthus roeri sp. n.

Description: Head and antennae, with the exception of the basal segment, black. Pronotum clear red, elytra ferrugineous often suffused with black to varying degrees,

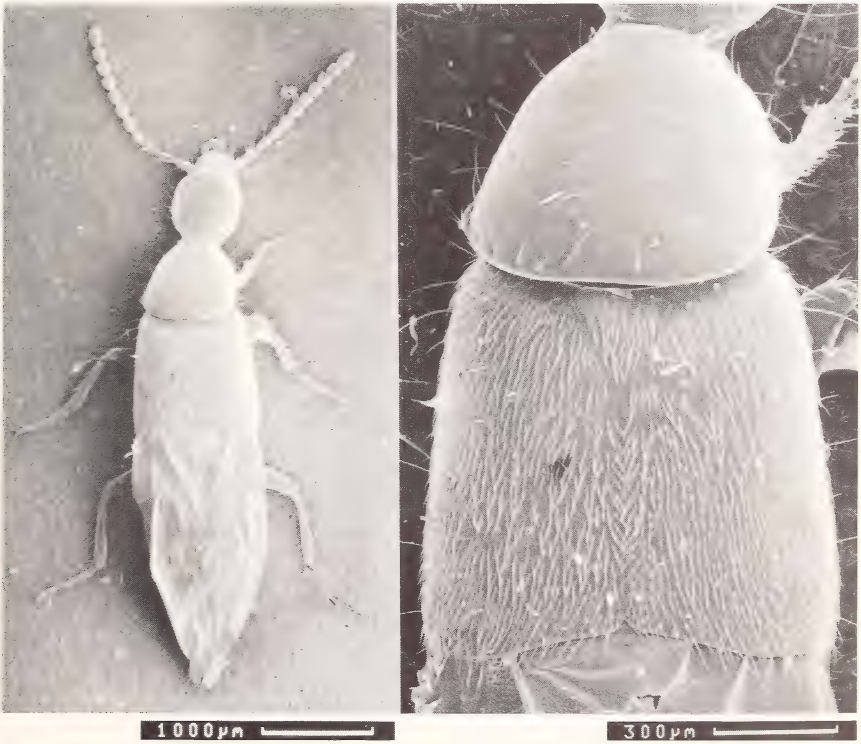


Fig. 1: Paratype of *Philonthus roeri* sp. n.; left, habitus, right, scutellum and elytra enlarged to show punctures and hair cover. SEM-photo by G. Oleschinski.

abdomen and legs ferrugineous. Head a little longer than broad, slightly converging to anterior corners, with two rows each of six punctures.

Elytra a little longer than broad, very finely and very densely punctured. Scutellum finely punctured.

Abdomen densely punctured and pubescent, parallel-sided.

Legs spinose.

Length 5 mm.

Holotype: ♂, South West Africa (Namibia), Nyangana/Okavango, 14.—22. 1. 1985 (H. Roer). 85 paratypes, same date. In the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Remarks: Very similar in colouration and size to *Philonthus novellus* Last, but the punctures on the elytra are smaller and denser, the abdominal segments are mostly ferrugineous and shorter.

Literature

Last, H. R. (1952): New Species of Staphylinidae (Col.) from Africa. — Ent. mon. Mag. 88: 89—92.

Horace Last, Woodville, Hillside Walk, Storrington, W. Sussex, U. K.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 4	S. 545—551	Bonn, November 1992

Isotogastruridae, a new family of terrestrial interstitial Collembola from the Lesser Antilles

Jean-Marc Thibaud & Judith Najt

Abstract. Description of a new family of Collembola intermediate between Poduromorpha and Entomobryomorpha. The new monospecific genus was found in terrestrial interstitial fine sands of beaches from Martinique (French West Indies) and Saint Christopher (British West Indies).

Key words. Collembola, new family, Martinique, Saint Christopher, fine sands.

Introduction

The senior author has recently published studies of Collembolan intestitial terrestrial, littoral and continental, communities of fine sands from the Mediterranean region (1985, 1989, 1992), central Europe (1986, 1988, 1991, 1992) and Namibia (1988).

We have started a similar study of the fine sands of several Caribbean islands and in this paper we describe a new family of Collembola, intermediate between the Poduromorpha and Entomobryomorpha uncovered during these studies.

The sampling technique used was soil washing and sorting the floating organisms under a dissection microscope.

Isotogastruridae fam. n.

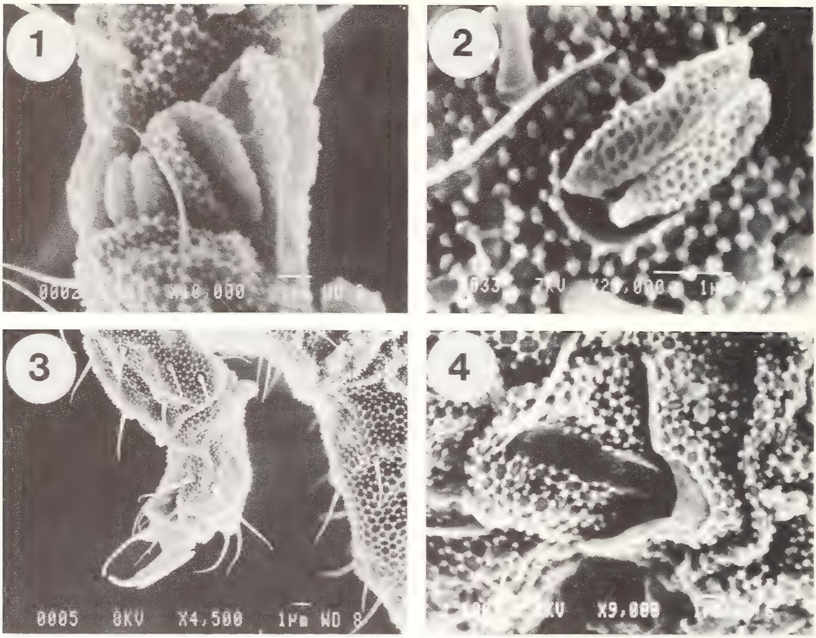
Small springtails (0.3—0.4 mm), with a prognathous and square head and elongate body. Prothoracic tergite well developed, but lacking setae. Body segments from thoracic segment II through abdominal segment IV subequal in length. Chaetotaxy primitive. Without microsensilla s' on thoracic segment II and III. A unique complex sensory organ present on the basal part of the dorsum of fourth antennal segment. Postantennal organ, pseudocelli and scales absent. Dorso-median cuticular expansions present on thorax and abdomen. Anterio-median part of abdominal tergite V with a glandular opening.

Isotogastrura gen. n.

Diagnosis: Prothoracic tergit without seta, as in Entomobryomorpha but well individualised, as in Poduromorpha. Body segments, from thorax II through abdomen VI segments subequal in length and distinct, as in most Poduromorpha and Isotomidae.

Primitive chaetotaxy (Yosii 1961), recalling the conditions in the family Hypogastruridae. Three rows of setae on the dorsum of each segment from thorax II to abdomen VI. The microsensilla s' on thorax II and III lacking. Anal spines, scale and pseudocelli absent.

Primary integumentary granules small, arranged in hexagons. Dorso-median cuticular expansions on all segments except abdominal segments IV and VI. A glandular opening partly covered by an integumentary fold present on the anterio-median portion of abdominal tergit V.



Figs 1—4: *Isotogastrura arenicola* gen. n., sp. n. 1) dorso-basal sensory organ of antennal segment IV. 2) sensory organ of antennal segment III. 3) leg III. 4) glandular opening of abdominal tergite V.

Fourth antennal segment without apical vesicle and with well developed sensillae and an additional dorso-basal complex sensory organ. Third antennal segment sense organ with two simple dorsal sensillae with a single base and a lateral microsensilla.

Buccal parts of chewing type.

Corneae present. Postantennal organ absent.

Legs short. Basal part of tibiotarsus III, in both sexes, with a cuticular expansion. Claws with a dorsal spine and a long empodial appendage.

Furca short but well individualised. Tenaculum present.

Small size. Psammobiotic.

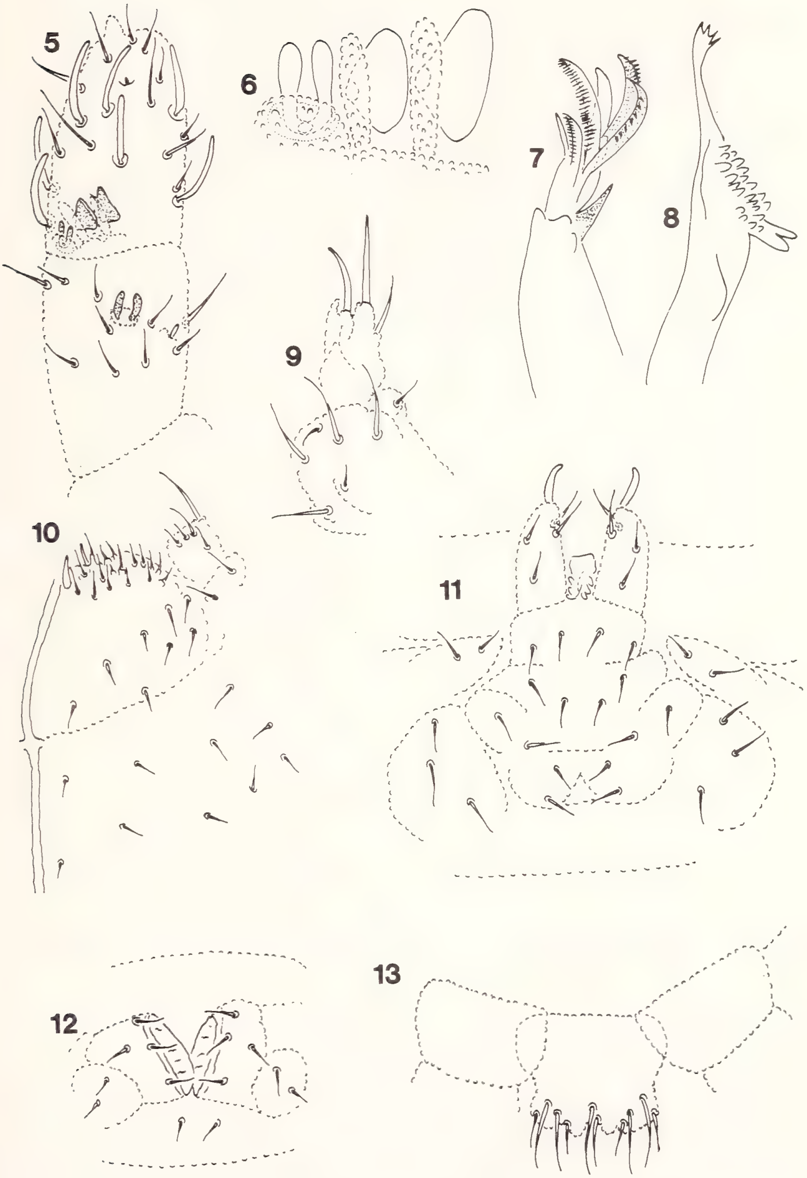
Type species: *Isotogastrura arenicola* gen. n., sp. n.

Isotogastrura arenicola sp. n.

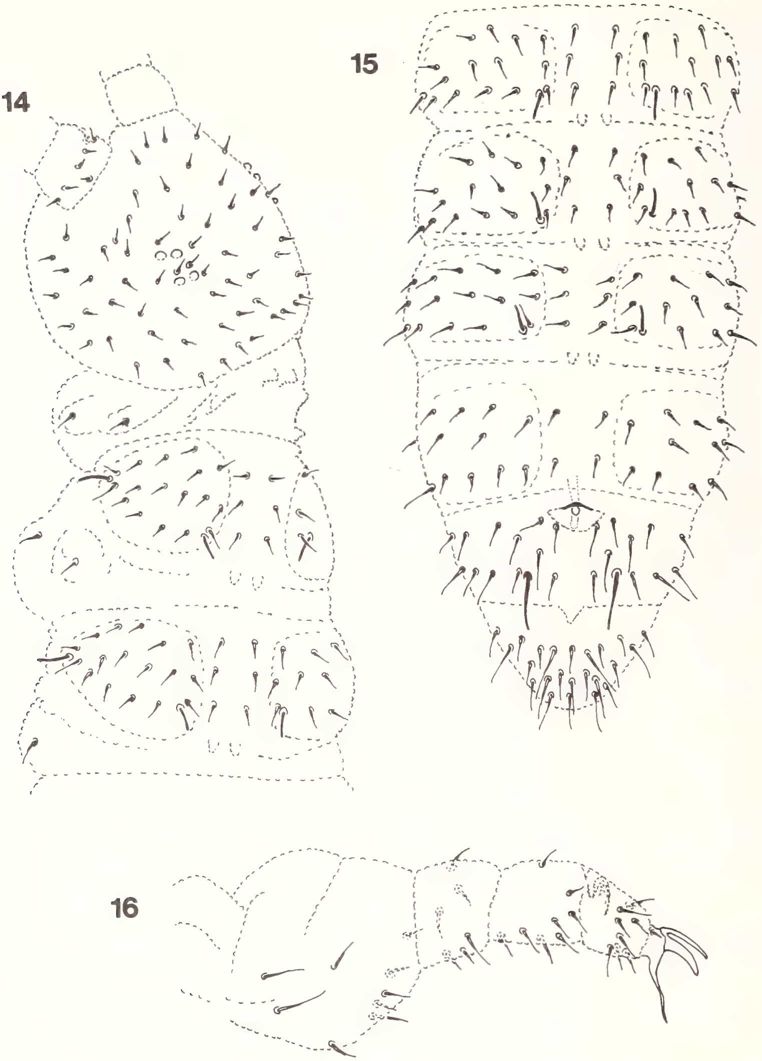
Description: Holotype length 0.4 mm, length of paratypes between 0.3 and 0.4 mm. Colour in alcohol pale grey-bluish. Pigment granulated, uniformly distributed over dorsal areas except for the darker eyepatches.

Two pairs of dorso-median cuticular expansions in the middle of thoracic segment I, one pair in the posterior margin of thoracic segment II through abdominal segment III and a single one in the posterior margin on abdominal segment V (Figs 14, 15, 17). A single dorsal glandular opening, partly covered by an integumentary fold, of the anterio-median part of abdominal segment V (Figs 4, 15).

Antennal segments III and IV clearly separated. Antennal segment IV with 7 long subcylindrical sensillae, without microsensilla, with a subapical "organit" and a complex dorso-basal sensory organ consisting of one thick short finely granulated sensilla with two lobes, two fine-



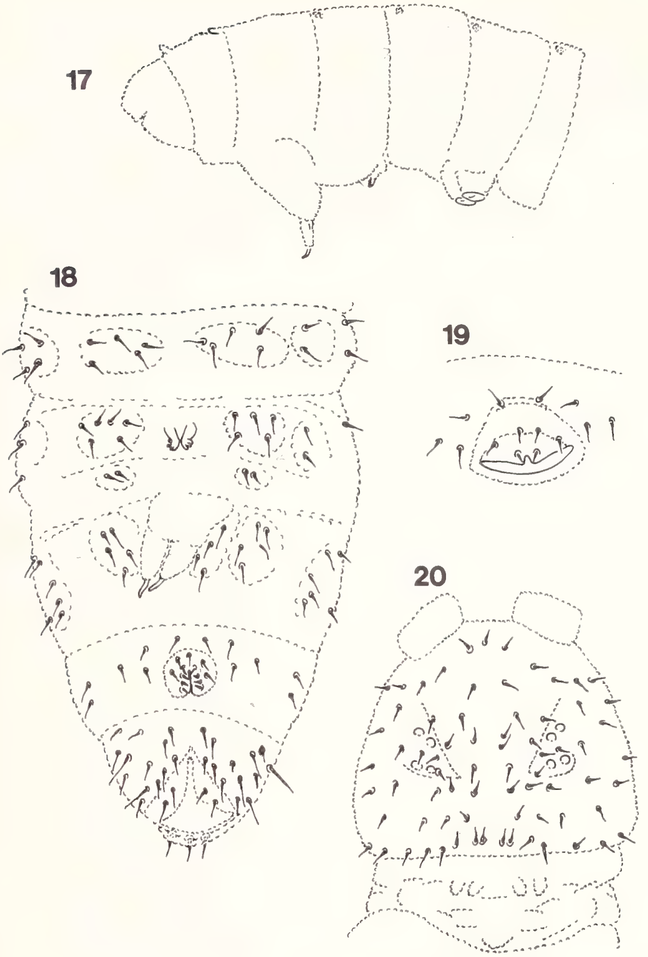
Figs 5—13: *Isotogastrura arenicola* gen. n., sp. n. 5) antennal articles III—IV, dorsal side. 6) dorso-basal sensory organ of antennal segment IV. 7) maxilla. 8) mandible. 9) maxillary palp. 10) labium. 11) furca. 12) ventral tube. 13) labrum.



Figs 14—16: *Isotogastrura arenicola* gen. n., sp. n. 14) dorsal chaetotaxy of the head and thorax. 15) dorsal chaetotaxy of the abdomen. 16) leg III.

ly granulated fan-shaped sensillae and two elongate expansions with normal integumentary granulation (Figs 1, 5, 6). Apical vesicle lacking, apical epicuticular expansion present. Remaining setae simple. Sensory organ of third antennal segment consisting of two sensillae with alveolar surface and arising from a single base with lateral microsensilla and no guard sensilla (Figs 2, 5). Antennal segments I and II with 7 and 11 setae respectively. Ratio of antennal segments I : II : III : IV = 1 : 1 : 1.4 : 1.5. Ratio of antenna: cephalic diagonal = 1 : 1.15.

Head square with 4 + 4 corneae, corresponding to posterior corneae E, F, G and H (Fig. 20). Postantennal organ absent.



Figs 17—20: *Isotogastrura arenicola* gen. n., sp. n. 17) thorax III — abomen VI in profile. 18) ventral chaetotaxy of abdomen II—VI. 19) genital plate ♀. 20) head and thorax I, dorsal side.

Buccal cone long and square. Mandible slender with a reduced molar plate and four apical teeth (Fig. 8). Maxilla very elongate with 6 slender ciliate lamellae, and a long narrow unidentate claw (Fig. 7). Maxillary palp, labrum and labium as figs 9, 13, 10.

Legs short. Tibiotarsi I, II, and III with 12, 12 and 11 setae respectively, without tenent hair; basal part of tibiotarsus III, in both sexes, with one cuticular dorso-external expansion. Small and sharp claws, without internal and lateral teeth, but with a long dorsal spine; empodial appendages with an elongated filament passing beyond apex claws (Figs 3, 16).

Ventral tube with 6 + 6 setae (Fig. 12). Tenaculum with 3 + 3 teeth, without seta on the corpus. Furca short. Manubrium with 16 anterior setae. Dens with 4 setae, one of which is latero-ventral. Mucro slender, hook-shaped (Fig. 11). Manubrium: dens: mucro ratio = 5:2.5:1.

Dorsal chaetotaxy very similar to that seen in Hypogastruridae (Figs 14, 15). It is formed of mesochaetae and some macrochaetae especially in the posterior region. Some characteristic features are:

Head: a0, v3 present; c1 absent (Fig. 20).

Thorax: Thorax I without seta. Thorax II and III with 3 complete rows of setae; sensory setae in position m7 and p3; without lateral microsensilla s' (Fig. 14).

Abdomen: Abdomen I—VI with 3 rows of setae. Abdomen I, II and III with sensory setae in position p3. Abdomen IV with 3 rows of setae while m-row is reduced; sensory setae absent. Abdomen V with a long sensory seta in position p2. Abdomen VI with 3 rows of setae, with 3 median setae (a0, m0, p0), without anal spines (Fig. 15).

A special character is, in both sexes, the presence on the anterio-median part of abdominal tergite V of a glandular opening (Figs 4, 15).

Thoracic sternites without seta. Ventral abdominal chaetotaxy (abd. II—VI) as in fig. 18.

Genital plate ♂ and ♀ as in figs 18, 19.

Holotype: ♂, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach of Anse d'Arlet, 19. V. 1989 (Thibaud) (MNHN).

Paratypes: 1 ♂, 1 ♀, 1 juv. and 6 ex. in alcohol, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach of Anse d'Arlet, 19. V. 1989 (Thibaud) (MNHN).

Other material. 3 ♂, 1 ♀, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach of Grande Anse d'Arlet, 19. V. 1989 (Thibaud) (MNHN). 3 ♂, 1 ♀, and 1 ex. in alcohol, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach of Sainte Marie, 21. V. 1989 (Thibaud) (MNHN). 1 ♀, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach of Anse Turin, 23. V. 1989 (Thibaud) (MNHN). 1 ♂, 2 ♀, MARTINIQUE, fine sand, supra-littoral zone, beach in south of Prêcheur, 23. V. 1989 (Thibaud) (MNHN). 3 Juv., SAINT CHRISTOPHER (SAINT KITTS), sand, supra-littoral zone, beach near Friars Bay Estate, S. E. of island, 10. VI. 1991 (Thibaud) (MNHN).

Phylogenetic relations of the new family Isotogastruridae

By virtue of their well developed non-setaceous prothorax, the Isotogastruridae fit in the middle of the Arthropleona, intermediate between and separated from the Poduromorpha and Entomobryomorpha. They resemble the Poduromorpha and the Isotomidae in their isomorphic body segments and the Hypogastruridae in their primitive chaetotaxy. They are separated from both these groups, as well as other Poduromorpha, by the absence of the microsensilla s' on thoracic segments II and III.

Thus the Isotogastruridae represent a "hinge" family between the Poduromorpha and Entomobryomorpha. This unique monospecific genus is also distinguished by a supplementary sensory complex on the fourth antennal segment as well as the presence of a dorsal-medial cuticular expansion on the body segments. Additionally, this genus is also characterized by a spectular glandular opening on abdominal tergite V, unknown in all other Collembola.

Acknowledgements

We are indebted to Prof. K. Christiansen, Grinnell College, Iowa, USA, Dr. E. Christian, Universität für Bodenkultur, Wien, Austria and Dr. W. M. Weiner, Institute of Systematic and Evolution of Animals, Krakow, Poland, who corrected our translation and gave critical comments to the manuscript. We should like to thank J. Boudinot and J.-J. Menier for their help in the scanning photo realised in our laboratory.

Zusammenfassung

Beschreibung einer neuen Collembolenfamilie, die sich zwischen Poduromorpha und Entomobryomorpha situiert. Die neue Gattung mit nur einer Familie wurde im terrestrischen Interstitiel des feinen Litoralsandes auf Martinique und Saint Christopher (Kleine Antillen) gefunden.

References

Christian, E. & J.-M. Thibaud (1988): Terrestrisch-interstitielle Collembolen aus österreichischen und ungarischen Sanden. — Pedobiologia 31: 229—237.

Massoud, Z. & J.-M. Thibaud (1985): Recherche sur la faune interstitielle aérienne des sables fins: les Collemboles I. — Annls Soc. ent. Fr. 21: 39—44.

Thibaud, J.-M. (1992): Collemboles des sables littoraux d'Albanie et de Roumanie. — Rev. fr. Ent. 14: 21—33.

Thibaud, J.-M. & E. Christian (1986): Collemboles interstitiels aériens des sables d'Autriche. — Annls Soc. ent. Fr. 22: 403—407.

Thibaud, J.-M. & E. Christian (1989): Collemboles interstitiels aériens des sables littoraux méditerranéens. — Annls Soc. ent. Fr. 25: 71—81.

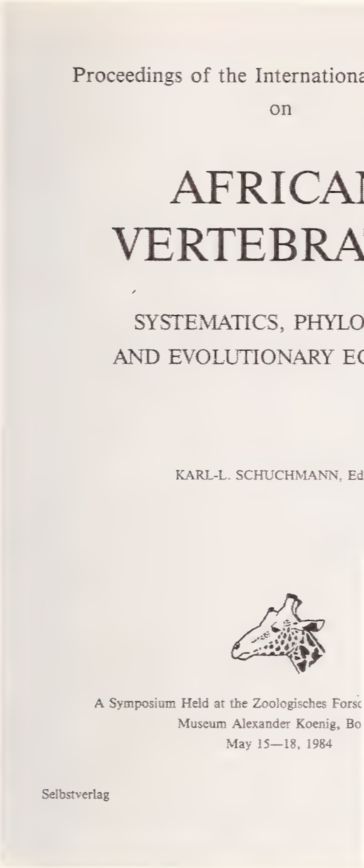
Thibaud, J.-M. & E. Christian (1992): Interstitielle Collembolen aus ungarischen Flugsand-Akkumulationen. — Opusc. zool. (Budapest) 24: 159—165.

Thibaud, J.-M. & Z. Massoud (1988): Recherche sur la faune interstitielle aérienne des sables fins: les Collemboles II — Désert de Namibie. — Annls Soc. ent. Fr. 24: 211—214.

Weiner, W. M. & J.-M. Thibaud (1991): Un nouveau genre de Tullbergiinae (Collembola) des sables de la région parisienne. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 13: 113—119.

Yosii, R. (1961): Phylogenetische Bedeutung der Chaetotaxie bei den Collembolen. — Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. 12: 1—37.

Jean-Marc Thibaud, Judith Najt, Laboratoire d'Entomologie, M. N. H. N. et URA 689 du C. N. R. S., 45, Rue Buffon, F-75005 Paris.



Proceedings of the International Symposium
on

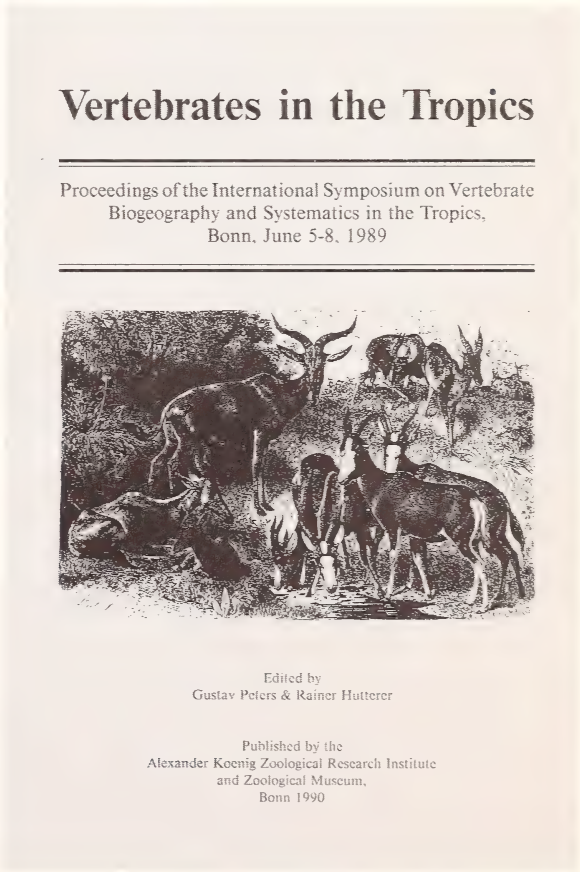
AFRICAN
VERTEBRATES

SYSTEMATICS, PHYLOGENY
AND EVOLUTIONARY ECOLOGY

KARL-L. SCHUCHMANN, Editor

A Symposium Held at the Zoologisches Forsc
Museum Alexander Koenig, Bo
May 15—18, 1984

Selbstverlag



Vertebrates in the Tropics

Proceedings of the International Symposium on Vertebrate
Biogeography and Systematics in the Tropics,
Bonn, June 5-8, 1989

Edited by
Gustav Peters & Rainer Hutterer

Published by the
Alexander Koenig Zoological Research Institute
and Zoological Museum,
Bonn 1990

Order from:

Bibliothek Zoologisches
Forschungsinstitut und
Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 162
D-5300 Bonn 1
Fax (02 28) 21 69 79

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

Dyte, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 43, Heft 4, 1992

INHALT

Vergleichend und funktionell anatomische Untersuchungen an der Muskulatur der Extremitäten einiger Soricidae (Mammalia: Insectivora)
D. Zender 505

New *Lygodactylus* taxa (Reptilia: Gekkonidae) from the Transvaal
N. H. G. Jacobsen 527

Philonthus roeri sp. n. from Okavango, Namibia (Coleoptera, Staphylinidae)
H. Last 543

Isotogastruridae, a new family of terrestrial interstitial Collembola from the Lesser Antilles
J.-M. Thibaud & J. Najt 545

This journal is printed on acid-free paper.

77 375 SI XL
09/22/94 198115 185

ITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIA

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

THSONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIA

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

THSONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIA

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

THSONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIA

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

THSONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIA

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3614